Anat. 460 x - 2

Wagner (Rud.)

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

FÜR

AKADEMISCHE VORLESUNGEN

UND

ZUM SELBSTUDIUM

VON

DR. OTTO FUNKE,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

ZWEITER BAND.

LEIPZIG,

LEOPOLD VOSS.

1857.

Carton.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS.

INHALTSVERZEICHNISS
DES ZWEITEN BANDES.

FORTSETZUNG VON BUCH II, ABSCHNITT II, KAPITEL II.

Seite

Gesichtssinn 697
Allgemeines §. 222 697
Das Sehorgan 701
Allgemeines §. 223 701
Structur der Retina §. 224 703
Dioptrische Apparate §. 225 712
Correctionsapparate §. 226 718
Physiologische Optik 720
Allgemeine Skizze §. 227 720
Optische Eigenschaften der Augenmedien §. 228 723
Gang der Lichtstrahlen im Auge §. 229 728
Katoptrik des Auges §. 230 737
Accommodation §. 231 745
Accommodationsmechanismus §. 232 757
Irradiation § 233 767
Doppelsehen mit einem Auge §. 234 778
Sphärische Aberration §. 235 781
Chromatische Abweichung des Auges §. 236 784
Function und Mechanismus der Jris §. 237 787
Gesichtsempfindungen 793
Lichtwelle und Sehnerv §. 238 793
Qualitäten der Lichtempfindung §. 239 801
Verschiedene Netzhauterregbarkeit §. 240 815
Contrastfarben und inducirte Farben §. 241 816
Dauer des Gesichtseindrucks und Nachbilder §. 242 823
Intensität der Lichtempfindungen §. 243 832
Gesichtsvorstellungen 834
Allgemeines §. 244 834
Blinder Fleck §. 245 838
Schärfe des Sehens §. 246 844
Wahrnehmung der Richtung und Bewegung §. 247 852
Wahrnehmung der Grösse und Entfernung §. 248 857
Sehen mit zwei Augen §. 249 864
Entoptische Wahrnehmungen §. 250 882

DRITTES KAPITEL.

Leistungen der Centralorgane des Nervensystems 891
Allgemeines §. 251 891
Physiologie des Rückenmarks 893

Seite
Textur des Rückenmarks §. 252 893
Erregungsbahnen im Rückenmark §. 253 915
Reflectorische Thätigkeit des Rückenmarks §. 254 934
Verbreitung und Function der Spinalnerven §. 255 963
Physiologie des Gehirns 968
Textur des Gehirns §. 256 968
Physiologie der Hirnnerven §. 257 972
Verbreitung und Endigung der Rückenmarksfasern im Hirn §. 258 . . . 1002
Function einzelner Hirntheile §. 259 1013
Physiologie des Sympathicus 1026
Allgemeines §. 260 1026
Anatomische Verhältnisse des Sympathicus §. 261 1029
Verrichtungen des Gangliennervensystems §. 262 1040

DRITTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGEN 1065
Allgemeines §. 263 1065

ERSTES KAPITEL.

Flimmerbewegung . 1066
Flimmerorgane §. 264 1066
Flimmerbewegung §. 265 1071

ZWEITES KAPITEL.

Muskelbewegung . 1078
Allgemeines §. 266 1078
Mechanismus der menschlichen Bewegungsmaschine §. 267 1079
Stehen . 1102
Ortsbewegung . 1108
Gehen §. 269 . 1108
Laufen §. 270 . 1121
Stimme und Sprache 1125
Allgemeines §. 271 1125
Mechanismus des Kehlkopfs §. 272 1126
Empirisches und Theoretisches über Zungenwerke §. 273 1138
Akustik des Kehlkopfes §. 274 1153
Tongebung im Leben §. 275 1166
Sprache §. 276 . 1171

VIERTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER ZEUGUNG 1184
Allgemeines §. 277 1184
Zeugungsarten §. 278 1187
Fruchtbarkeit §. 279 1199
Geschlechtliche Zeugung 1206

ERSTES KAPITEL.

Geschlechter . 1206
Allgemeine Charakteristik der Geschlechter §. 280 1206

ZWEITES KAPITEL.

Weibliches Geschlecht 1211
Ei . 1211
Morphologie des Eies §. 281 1211
Genese des Eies §. 282 1229
Chemische Constitution des Eies §. 283 1236
Weibliche Zeugungseinrichtungen §. 284 1242
Weibliches Geschlechtsleben 1246
Allgemeines §. 285 1246
Eintritt der Geschlechtsreife §. 286 1248

Seite
Periodische Eilösung §. 287 1251
Schicksale des gelösten Eichen §. 288 1266
Revolution §. 289 1271

DRITTES KAPITEL.

Männliches Geschlecht 1273
Saamen 1273
Morphologie des Saamens §. 290 1273
Bewegungen der Saamenfäden §. 291 1277
Genese des Saamens §. 292 1288
Chemische Constitution des Saamens §. 293 1303
Männliche Zeugungseinrichtungen §. 294 1306
Männliches Geschlechtsleben §. 295 1318

VIERTES KAPITEL

Befruchtung 1319
Allgemeines §. 296 1319
Geschlechtstrieb §. 297 1328
Begattung §. 298 1332
Befruchtung §. 299 1334

FÜNFTES KAPITEL.

Entwicklung des Eies 1356
Allgemeines §. 300 1356
Vorbereitende Veränderungen des Eies 1359
Furchungsprocess §. 301 1359
Keimblase, Keimblätter, Fruchthof §. 302 1373
Aufbau des Embryo 1381
Anlage des Embryo §. 303 1381
Bildung der Rumpfhöhle und des Amnion §. 304 1387
Bildung des Gefässblattes und Gefässsystems §. 305 1392
Bildung des Darmes und der Nabelblase §. 306 1396
Bildung der Allantois §. 307 1400
Mutter und Frucht 1403
Reifes Ei §. 308 1403
Placenta §. 309 1411
Schwangerschaft und Geburt §. 310 1418

Bayerische
Staatsbibliothek
MÜNCHEN

ZWEITES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER NERVENTHAETIGKEIT.

ZWEITER ABSCHNITT.

SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

ZWEITES KAPITEL.

LEISTUNGEN DER SENSIBELN NERVEN.

(FORTSETZUNG.)

GESICHTSSINN.

ALLGEMEINES.

§. 222.

Die Empfindung des Lichtes im Allgemeinen und seiner verschiedenen Qualitäten, der Farben, bildet die specifische Leistung des erregten Sehnerven. Ruht der Nerv bei fehlendem oder von dem Sehorgan abgesperrtem äusseren Reiz, so werden wir uns des mangelnden Erregungszustandes als Finsterniss bewusst, und sprechen von einer objectiven Finsterniss, wie wir von objectiven Farben sprechen; wir meinen, die Finsterniss sei selbst etwas Wahrnehmbares und pflegen im gewöhnlichen Leben der Empfindung des Lichtes eine Empfindung der Finsterniss gegenüberzustellen. Dass dies falsch ist, liegt auf der Hand; bei ruhendem Nerv kann von einer Empfindung keine Rede sein; es ist daher auch völlig falsch, wenn VOLKMANN die absolute Finsterniss nicht als Negation

des Sehens, sondern „als ein Sehen eigener Art, eine Gesichtsempfindung, in welcher das Sehorgan bei Abwesenheit des Lichtreizes innerlich fortlebt," darstellt. Wie für die zuletzt betrachteten Sinnesnerven giebt es auch für den Sehnerven einen adäquaten Reiz, welcher für keinen anderen Nerven ein Erreger ist, den Sehnerven selbst aber nur vermöge eigenthümlicher peripherischer Apparate an den Enden seiner Primitivfasern zu erregen im Stande ist. Diesen Reiz bilden die Undulationen des Lichtäthers; in der Reaction auf diese beruht die Bestimmung des Sehnerven. Den Complex von Apparaten, welche eine erregende Einwirkung der Lichtwellen auf die Sehnervenfasern ermöglichen, finden wir in dem wunderbar zusammengesetzten Auge, in welchem wir, wie in dem Gehörorgane, eine Klasse von Apparaten als Leitungsapparate für das Licht von anderen unmittelbar an die Nervenenden angefügten Aufnahmeapparaten, welche die Umsetzung der Lichtwellen in einen Nervenreiz bewerkstelligen, zu unterscheiden haben. Die Lichtätherschwingungen bilden indessen nicht den einzigen Erreger für den Opticus. Wenn sich von vornherein erwarten lässt, dass auch dieser Nerv den allgemeinen Erregungsgesetzen unterliegt, und demgemäss wie die übrigen auf die oben als allgemeine Nervenreize bezeichneten Agentien reagirt, so ist dies wenigstens für einige der letzteren mit Bestimmtheit direct erwiesen. Der mächtigste Nervenreiz, der elektrische Strom, ist auch für den Opticus ein solcher; und in der Hauptsache wenigstens sehen wir auch hier die für die elektrische Reizung im Allgemeinen ermittelten Gesetze bestätigt; der Unterschied dem Verhalten der motorischen Nerven gegenüber besteht darin, dass auch der constante galvanische Strom, nicht blos der in einer plötzlichen Dichtigkeitsschwankung begriffene, den Sehnerv in Erregungszustand zu versetzen und in demselben zu erhalten vermag. Wir werden unten Gelegenheit nehmen, die Erscheinungen der elektrischen Reizung zu besprechen, hier nur so viel, dass die Aeusserung dieser Erregung in der Empfindung, die Qualität der vom elektrischen Strome hervorgerufenen Empfindung dieselbe ist, als die, welche der specifische Reiz, die Lichtwelle, bedingt; die Erscheinungen farbigen oder weissen Lichtes beantworten auch den elektrischen Reiz. Dasselbe findet bei gewissen mechanischen Einwirkungen statt, welche mittelbar oder unmittelbar die Endausbreitung oder die Fasern des Opticus im Verlaufe treffen, wie die tägliche Erfahrung lehrt. Das Funkensehen bei einem Stoss gegen das Auge, die lichte Figur bei Druck gegen dasselbe, die Erscheinung flimmernder Lichtpunkte bei Ueberfüllung der Gefässe des Nerven sind Belege dafür. Eben dieser Umstand, dass die Qualität der Empfindung bei so wesentlich verschiedenen Erregungsmitteln dieselbe bleibt, widerlegt auf das Schlagendste die bei dem Laien eingebürgerte Anschauung, dass die Empfindung mit allen ihren Qualitäten gleichsam nur ein Spiegelbild objectiver Reize von gleichen Qualitäten sei, eine Anschauung, die sich am deutlichsten in den bereits öfters gerügten, selbst in die Sprache der Wissenschaft aufgenommenen Bezeichnungen der Reize nach Qualitäten

der Empfindung verräth. Wir sprechen von weissem und farbigem Licht, von rothen und blauen Lichtwellen, als ob die Farbe eine Qualität des so und so oscillirenden Lichtäthers wäre, und nicht ausschliesslich eine Qualität der Empfindung, von welcher in dem äusseren Reiz nicht die entfernteste Andeutung sich findet. Mit demselben Rechte, als wir von blauen Lichtstrahlen sprechen, müssten wir consequenter Weise auch einen blauen elektrischen Strom annehmen, weil der Einwirkung desselben eine Lichtempfindung folgt, die wir blau nennen, ohne diese Qualität irgendwie definiren zu können. Welcher Reiz auch den Nerven treffen möge, das Resultat ist jene specifische noch unbekannte physische Bewegung, die wir Nervenerregungsprocess genannt haben, die mit den Lichtwellen ebensowenig etwas gemein hat, als die Thätigkeit des Hörnerven mit den erregenden Schallwellen. Diese physische Bewegung der Nervenmolekeln, nicht die Lichtwellen, pflanzen sich bis zu den centralen Endapparaten fort, und lösen dort einen Vorgang aus, aus welchem die Seele eine Lichtempfindung macht. In der specifischen Beschaffenheit der Endapparate des Sehnerven ist daher der Grund zu suchen, dass jeder Reiz, der ihn an der Peripherie oder am Stamme trifft, die weisse oder farbige Lichtempfindung erzeugt. Der Vorgang im leitenden Nerven während der Erregung wird, wie schon in der allgemeinen Nervenphysiologie besprochen wurde, im Wesentlichen derselbe sein, wie in jedem Nerven, sei er Bewegungsnerv oder Sinnesnerv irgend welcher Art. Allein mit Bestimmtheit können wir behaupten, dass es mehrere Modificationen dieses Erregungsprocesses im Sehnerven geben muss, und zwar ebensoviele, als wir Qualitäten der Lichtempfindung unterscheiden, eine andere, welche die Empfindung der blauen Farbe, eine andere, welche die Empfindung der rothen, gelben Farbe bedingt. So lange wir das Wesen des Erregungszustandes im Allgemeinen nicht kennen, dürfen wir begreiflicher Weise nicht daran denken, jene hypothetischen Modificationen zu erforschen, oder zu ergründen, in welcher Weise durch die wunderbaren Endapparate des Sehnerven in der Retina die Aetherschwingungen in jenen Nervenprocess metamorphosirt werden.

Die Leistungen des Gesichtssinnes beschränken sich keineswegs auf die Wahrnehmung von Licht und Farben im Allgemeinen; er verdankt seine hohe Wichtigkeit als Lehrer der Seele über die Verhältnisse der Aussenwelt der Fähigkeit, Licht und Farben in B i l d e r n zur Wahrnehmung zu bringen, d. h. in der Empfindung die räumlichen Verhältnisse des äusseren Gegenstandes, von welchen die erregenden Aetherschwingungen ausgehen, zu reproduciren. Denken wir uns die äusseren Dinge aus einer Unzahl leuchtender Punkte mosaikartig zusammengesetzt, so entwerfen die dioptrischen Apparate ein Bild auf der Netzhautfläche, welches aus ebensovielen einzelnen leuchtenden Punkten genau in derselben relativen Anordnung, wie am äusseren Object, zusammengesetzt ist, nur dass es verkehrt ist, wie wir sehen werden, und dass es keine Dimension der Tiefe im Bilde giebt; es stellt die äussere Mosaik auf eine Fläche projicirt dar. Dieses Bild empfinden wir als solches. Das Mikroskop zeigt uns in der Netzhaut selbst eine schöne, regelmässige Mosaik

eines ihrer Elemente; und die so angeordneten Elemente sind, wie wir unten beweisen werden, die Nervenenden selbst, oder wenigstens die percipirenden Endapparate an denselben. Die Lichtmosaik des Bildes trifft auf diese Nervenmosaik, oder richtiger ausgedrückt, wir müssen jedes Netzhautbildchen in Mosaikpunkte von dem Durchmesser der mosaikartig nebeneinander stehenden Nervenstäbchen zerlegt denken. Jedes solche Stäbchen wird für sich durch das Mosaikelement des Bildes, welches auf dasselbe trifft, in Erregungszustand versetzt, und zwar in verschiedener Weise je nach der Länge der auffallenden Aetherwellen, in verschiedener Intensität je nach der Schwingungsamplitude der Aethertheilchen in ihm. Jedes Stäbchen trägt seinen Erregungszustand isolirt, unabhängig von der gleichzeitigen Phase der Nachbarn durch die ihm zugehörige Nervenfaser zum Gehirn, und löst dort in dem centralen Endapparat einen Process aus, aus welchem die Empfindung eines punktförmigen Lichteindrucks von bestimmter Farbe und Intensität resultirt. Auf diese Weise erhält die Seele gleichzeitig eine Anzahl gesonderter Lichteindrücke, welche in Qualität und Intensität genau den einzelnen Reizen der Nervenenden entsprechen, und diese Eindrücke setzt sie zum Bilde zusammen, weist jedem in der angeborenen Raumvorstellung den Platz an, welcher ihm, seiner relativen Lage zu den anderen im Netzhautbild entsprechend, zukommt. Woran die Seele diese relative Lage erkennt, welches Localzeichen jeder Eindruck von der Peripherie mitbringt, nach welchem die Seele seinen Platz bestimmt, ist eine schwierige, hier nicht zu erörternde Frage; nur so viel, dass die räumliche Anordnung der getroffenen Nervenenden in der Retina, oder der centralen Empfindungsapparate an sich die Bedingung zur räumlichen Wahrnehmung unmöglich sein kann, wie wir bereits bei der analogen Lehre vom Ortssinn der Haut pag. 600 besprochen haben. Dieses von der Seele aus den Einzeleindrücken reconstruirte Empfindungsbild ist ein flächenhaftes, wie das zu Grunde liegende Netzhautbild, die Vorstellung bringt die Dimension der Tiefe hinein, indem sie nach gewissen Merkmalen die relative Entfernung der einzelnen leuchtenden Punkte vom Auge beurtheilt.

Einen weiteren, die Vollkommenheit seiner Leistungen wesentlich bedingenden Hülfsapparat besitzt das Auge in seinem **Bewegungsmechanismus**, in den Muskeln, welche es nach allen Richtungen zu drehen im Stande sind, und durch die mit jeder Bewegung verbundenen Muskelgefühle der Seele eine Vorstellung von der Grösse und Richtung der geschehenen Bewegung verschaffen. Der Nutzen dieser Muskeln besteht nicht allein darin, dass wir vermöge derselben das Auge und seine empfindende Fläche nach allen Richtungen den Dingen der Aussenwelt gegenüberstellen, dass wir gleichzeitig beide Augen so auf dasselbe Object richten können, dass auf eine unten zu erörternde Weise die von beiden gleichzeitig hervorgebrachten Empfindungen zu einer einzigen verschmelzen, sondern es soll auch gezeigt werden, welche wichtigen Dienste die mit den Augenbewegungen verbundenen Muskelgefühle leisten, in welcher Weise dieselben uns Aufschlüsse über Grösse und Entfernung der gesehenen Objecte verschaffen.

So viel als einleitende Bemerkungen. Noch muss indessen der speciellen Betrachtung vorausgeschickt werden, dass wir bei derselben eine genaue Bekanntschaft mit den allgemeinen Lehren der Optik nothwendig voraussetzen müssen. Ein Lehrbuch der Physiologie ist nicht der Ort, dieselben zu erläutern.[1]

[1] Als allgemeine umfassende Arbeiten über den Gesichtssinn empfehlen wir ausser den betreffenden Abschnitten in den Lehrbüchern der Physiologie von J. Mueller und Ludwig insbesondere: Volkmann, Artikel: *Sehen*, in R. Wagner's *Hdwrtrbch. d. Phys.* Bd. III a, pag. 265; Ruete, *Lehrb. d. Ophthalmologie*, 2. Aufl. 1854 Bd. I. und verweisen im Voraus auf eine demnächst erscheinende Arbeit von Helmholtz, *physiologische Optik* in Karsten's *Lehrbuch der Physik*. Ausserdem ist Lotze an den betreffenden Stellen seiner *medicin. Psychologie* zu vergleichen.

DAS SEHORGAN.

§. 223.

Es kann hier unsere Aufgabe nicht sein, eine descriptive anatomische Erläuterung des Augapfels, oder eine umfassende Histiologie aller seiner einzelnen Organe und Theile zu geben. Dem bei den übrigen Sinnen befolgten Plane gemäss wenden wir auch hier unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich dem Sinnesnerv selbst, der Untersuchung seiner Endigungsweise und der Beschaffenheit jener nothwendig vorhandenen Endapparate, welche die Aetherschwingungen in einen Nervenreiz umsetzen, zu. Wir schliessen daran an eine kurze histiologische Betrachtung der dioptrischen Vorbaue des Sehnerven und einiger Nebenapparate, so weit die Kenntniss ihrer Elementarzusammensetzung wichtig zur Beurtheilung ihrer physiologischen Function ist.

§. 224.

Die Retina[1] ist ohnstreitig eines der schwierigsten Objecte für die mikroskopische Untersuchung; kein Wunder daher, wenn ihr Bau trotz unzähliger fleissiger Studien bis auf die neuere Zeit nur mangelhaft erkannt blieb, Zahl, Anordnung, Zusammensetzung und gegenseitiger Zusammenhang der einzelnen Schichten fast von jedem Autor verschieden angegeben wurde. Die wichtigste von allen Schichten, die Stäbchen- und Zapfenschicht, wurde von den meisten als Nebenapparat, welcher mit den eigentlichen Perceptionsorganen in keiner directen Verbindung stehen sollte, betrachtet. Eine neue Aera für die Physiologie datirt sich von der lichtbringenden Untersuchung H. Mueller's,[2] dem Nachweis des Zusammenhanges der Stäbchenschicht mit den übrigen Schichten der Retina und höchstwahrscheinlich mittelbar auch mit den eigentlichen Nervenfasern durch ein radiäres Fasersystem. Diese Entdeckung, deren hohen physiologischen Werth wir später zur vollen Geltung bringen werden, wurde alsbald durch weitere treffliche Arbeiten von H. Mueller, Koelliker, Remak, Corti, Bergmann und Vintschgau[3] weiter ausgebildet.

Freilich dürfen wir nicht unerwähnt lassen, dass sich ganz kürzlich aus Dorpat eine Stimme erhoben hat, welche schroff den Ansichten der genannten Forscher gegenübertritt. Blessig[4] hat unter Bidder's Leitung die Structur der Retina untersucht und ist zu Resultaten gelangt, welche die wichtigsten Formbestandtheile der Retina, und zwar alle ausser den eigentlichen Opticusfasern der innersten Schicht, zu unwesentlichen Bindegewebselementen herabsetzen, und, wenn Blessig Recht hätte, Alles, was die Physiologie durch Mueller und seine Nachfolger gewonnen, wieder vernichten müssten. Sehen wir, wie der gewonnene Schatz zu retten ist.

Untersucht man feine senkrechte Schnitte der Netzhaut, welche man von in Chromsäure erhärteten Präparaten darstellt, so findet man, dass dieselbe aus einer grösseren Anzahl deutlich abgegränzter Schichten zusammengesetzt ist, welche wiederum aus sehr verschiedenen, zum Theil ganz eigenthümlichen Elementen bestehen. Zahl, absolute und relative Dicke dieser Schichten sind an den verschiedenen Stellen der Netzhaut, welche selbst einen sehr veränderlichen Durchmesser besitzt, verschieden. Vergl. Ecker, *Ic. Taf.* XIX (von Koelliker u. H. Mueller), *Fig.* I—IV u. XV. Gehen wir von der äusseren, an die Innenfläche der Chorioidea gränzenden Oberfläche aus, so folgen sich die Schichten in folgender Ordnung. Die äusserste ist die Schicht der Stäbchen und Zapfen, schon früher unter dem Namen der Jacob'schen Haut bekannt, meist für eine selbstständige mit der eigentlichen Nervenhaut nicht zusammenhängende Membran gehalten. Es besteht dieselbe (1 in den genannten Abbildungen) aus einer Unzahl in regelmässigster Anordnung senkrecht nebeneinander gestellter, durch keine sichtbare Zwischensubstanz getrennter länglicher Körperchen von zweierlei Art, den Stäbchen (*a*) und den Zapfen (*b*), welche wir einer genaueren Betrachtung unterwerfen müssen. Die Stäbchen (a. a. O. *Fig.* XII *a* γ, δ, ε u. XIII *a* α, ζ, λ) erscheinen als schmale, lange, glänzende Cylinder, deren äusseres an die Chorioidea stossendes Ende quer abgeschnitten ist, während das innere sich zuspitzt und in einen äusserst dünnen, zarten Faden, den sogenannten Mueller'schen Faden ausläuft, welcher senkrecht in die inneren Schichten der Retina eindringt, und zu deren Elementen in ein später zu erörterndes Verhältniss tritt. Das zugespitzte innere Ende des Stäbchens erscheint zuweilen durch eine dunkle Linie von dem eigentlichen Stäbchen abgesetzt. Es zeichnen sich diese Gebilde durch ihre ausserordentlich leichte Veränderlichkeit und Zerstörbarkeit durch äussere Agentien aller Art aus, welche es sehr schwer macht, sie in ganz normalem frischen Zustande zur Anschauung zu bringen. Schon der leiseste Druck genügt, sie zu biegen, oder selbst zu brechen, insbesondere reisst sehr leicht der fadenförmige innere Ausläufer ab, so dass derselbe allen früheren Beobachtern mit Ausnahme von Lersch[5] und Valentin,[6] welche ihn offenbar schon gesehen und zum Theil auch richtig verfolgt haben, entging. Zusatz von Wasser verändert die Stäbchen in höchst auffallender Weise; sie krümmen sich zu den wunderlichsten Formen, werden varicös, oder platzen auch an verschiedenen

Stellen. Andere Reagentien wirken nicht weniger intensiv auf dieselben; leider geben aber die besonders von KOELLIKER sorgfältig studirten mikrochemischen Reactionen noch keinen genügenden Aufschluss über die chemische Natur der Stäbchensubstanz, und gestatten ebensowenig ein bestimmtes Urtheil über die histiologische Klasse, welcher sie angehören. Wir kommen unten auf diese wichtigen Fragen zurück, bemerken jedoch hier im Voraus, dass so viel aus den Reactionen sich ergiebt, dass die Grundsubstanz, aus welcher sie bestehen, offenbar zu den eiweissartigen Körpern gehört; wie viel, oder richtiger, wie wenig damit gesagt ist, bedarf keiner Erörterung. Ob die Stäbchen „nervöser" Natur sind, lässt sich aus den Reactionen nicht entscheiden, noch weit weniger berechtigen sie aber zu der von BLESSIG ausgesprochenen Behauptung, dass sie „bindegewebiger Natur" und demgemäss bedeutungslos für die Function der Retina als lichtpercipirenden Nervenapparats seien. Bei aller Dehnbarkeit, die der Begriff Bindegewebe in neuerer Zeit erhalten hat, fehlt doch den Stäbchen die anerkannt charakteristische Eigenschaft dieser Substanz, in kochendem Wasser sich zu lösen und in Leim zu verwandeln. Eine Frage, welche ebenfalls schwierig zu entscheiden ist, ist die: sind die Stäbchen homogene solide Körper, oder Röhrchen mit zarter membranöser Wand und flüssigem Inhalt? KOELLIKER erklärt sie bestimmt für letztere, eigene Beobachtungen, insbesondere das oft deutlich zu beobachtende Austreten flüssiger Tropfen aus den Stäbchen, haben mich zu derselben subjectiven Ueberzeugung gebracht, obwohl die Wandmembran in keiner Weise objectiv wahrnehmbar zu machen ist. BLESSIG dagegen vertheidigt eifrig die ältere BIDDER'sche Ansicht, dass die Stäbchen solide homogene Gebilde seien.

Die Zapfen (a. a. O. *Fig.* XII (*b*) ζ, η, *Fig.* XIII (*b c d*) β—ε, η—$\varkappa$) sind etwas complicirtere Gebilde. Es sind, allgemein bezeichnet, kürzere Stäbchen (Zapfenstäbchen) mit eigenthümlichen zapfenförmigen Anschwellungen an ihrem inneren Ende, die in ihrem Aussehen und gegen Reagentien den eigentlichen Stäbchen sich sehr ähnlich verhalten. Das Zapfenstäbchen geht nach KOELLIKER continuirlich in den Zapfen selbst über; bei den Vögeln findet sich an dieser Gränzstelle ein rundes, gelblich oder röthlich gefärbtes glänzendes Kügelchen (Fetttröpfchen?), es wollen aber auch einige Beobachter bei Menschen und Säugethieren ein entsprechendes farbloses Kügelchen an derselben Stelle regelmässig beobachtet haben, so von älteren PACINI und PAPPENHEIM, neuerdings HENLE und DE VINTSCHGAU. An das innere Ende des Zapfens, von demselben nur durch eine seichte Einschnürung getrennt, setzt sich eine rundliche, kernhaltige Zelle, das sogenannte Zapfenkorn an, welche eigentlich bereits einer zweiten Retinaschicht angehört. Dieses Zapfenkorn spitzt sich nach innen zu und geht in einen eben solchen meist sehr feinen Faden über, wie das innere Ende jedes Stäbchens. Die zapfenförmige Anschwellung ist aus denselben Gründen, wie die Stäbchen, für ein mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen zu halten, das Zapfenkorn ist ohnstreitig eine Zelle, deren Höhle fast gänzlich durch den Kern ausgefüllt wird.

Die Schicht der Stäbchen und Zapfen ist nach innen von den folgenden Schichten durch eine deutlich hervortretende Linie scharf abgegränzt. Diese Linie, „die Begränzungslinie der Stäbchenschicht“ (Koelliker), wird von den dicht aneinander in einer Reihe liegenden inneren Enden der Stäbchen und den in gleicher Höhe liegenden Einschnürungen zwischen den Zapfenanschwellungen und Zapfenkörnern gebildet. Die Dicke der ganzen Schicht beträgt nach Koelliker im Grunde des Auges 0,036‴, gegen die *ora serrata* zu nur 0,028‴, nach Blessig im Durchschnitt nur 0,026‴. Die Anordnung der beschriebenen zwei Elemente ist in Betreff der relativen Anzahl beider in einem bestimmten Raum verschieden an verschiedenen Stellen der Netzhaut, im Allgemeinen jedoch so, dass die Zapfen überall in regelmässigen Abständen von einander stehen, die Zwischenräume zwischen ihnen durch einfache Stäbchen ausgefüllt sind. Die anschaulichsten Bilder dieser Anordnung geben Flächenansichten der Retina von aussen, in welchen die scheinbaren Querschnitte der Stäbchen als kleine Kreise, die der Zapfen dagegen als grosse Kreise mit concentrischen kleinen Mittelkreisen, dem scheinbaren Querschnitt des Zapfenstäbchens, erscheinen (a. a. O. *Fig.* XI.). Es erscheint dann die Stäbchen- und Zapfenschicht als eine regelmässige Mosaik aus kleinen und grossen Kreisen, und man findet, dass am gelben Fleck nur Zapfen vorhanden sind, die ohne zwischengelagerte Stäbchen einer neben dem anderen stehen (a. a. O. *C*); je weiter man sich der *ora serrata* nähert, desto weiter rücken die grossen den Zapfen entsprechenden Kreise auseinander, desto mehr kleine Kreise sind zwischen je zwei derselben eingeschoben, an der Gränze des gelben Fleckes nur einer, in der Aequatorgegend der Retina drei bis vier.

Nach innen auf die Stäbchenschicht folgt die sogenannte Körnerschicht (a. a. O. *Fig.* I—IV, 2, 3, 4), welche wiederum in mehrere Unterabtheilungen zerfällt. Das wesentliche Element derselben bilden kleine dunkle rundliche oder spindelförmige kernhaltige Zellen (*Fig.* XII *c, f, g*), wie wir schon in dem Zapfenkorn, welches dieser Schicht angehört, kennen gelernt haben. Die Mehrzahl derselben wird von dem Kern so vollständig ausgefüllt, dass sie wie freie Kerne erscheinen. Sämmtliche Zellen entlassen je zwei diametral einander gegenüberstehende blasse feine Fäden, von deren weiterem Verhalten und Bedeutung unten die Rede sein wird; seltner gehen von einem solchen Korn drei Fortsätze ab, einer nach aussen, einer nach innen, einer seitlich. In der Retina des Menschen theilt sich die Körnerschicht in zwei bald näher, bald weiter auseinander liegende, durch eine radial gestreifte Zwischenschicht (*Fig.* I—IV, 3) getrennte Abtheilungen, in die dicht an die Stäbchenschicht gränzende äussere Körnerschicht (2), und die dünnere innere (4). In der äusseren finden wir die schon beschriebenen Zapfenkörner, und die ihnen entsprechenden Stäbchenkörner, d. h. solche, an welche die von den inneren Stäbchenenden entspringenden feinen Ausläufer (Mueller'sche Fäden) sich inseriren; da ein gleicher Ausläufer vom gegenüberstehenden Ende des Korns wieder entspringt, erscheinen diese Körner nur als in den

Verlauf jener MUELLER'schen Fäden eingeschobene zellige, kernhaltige Erweiterungen. Dass auch die Körner der inneren Körnerschicht in gleicher Weise mit den von Stäbchen und Zapfen kommenden, die Zwischenkörnerschicht durchsetzenden Fäden in Verbindung stehen, wird sogleich näher besprochen werden.

Es folgt als dritte Schicht der Retina diejenige, welche KOELLIKER als Lage grauer Hirnsubstanz (*Fig.* I—IV, 5, 6) bezeichnet, weil sich deren charakteristische Elemente, mehrästige Nervenzellen, in ihr befinden. Sie zerfällt wieder in zwei Unterabtheilungen, eine äussere, welche hauptsächlich aus einer feinen von Fasern durchsetzten Molecularmasse besteht und daher von VINTSCHGAU *stratum moleculare* genannt wird (5), und eine innere, welche aus dichtgedrängten multipolaren Ganglienzellen gebildet ist (6). Was die erstere betrifft, so beschreiben H. MUELLER, KOELLIKER und VINTSHGAU eine deutliche senkrechte Streifung derselben, welche von durchgehenden MUELLER'schen Radialfasern herrührt; BLESSIG dagegen läugnet entschieden jedwede Streifung dieser Schicht, und lässt sie aus einer ganz homogenen Masse bestehen, in welche die der inneren Körnerschicht angehörigen Fasern an der Gränze gleichsam sich auflösen. Die zweite Abtheilung besteht je nach der Stelle der Retina aus einer einfachen oder vielfachen Lage von Ganglienzellen (a. a. O. *Fig.* IX), von rundlicher oder polygonaler Form, von denen jede zwei und mehr, zum Theil sich wieder verästelnde Fortsätze genau von der Beschaffenheit der an den Gehirnzellen beobachteten entlässt. Die wichtigste Aufgabe ist, die Schicksale dieser Fortsätze zu erforschen. Nach Analogie aller übrigen Nervenzellen war auch hier ein Uebergang der Fortsätze in Nervenfasern mit Bestimmtheit zu erwarten. CORTI[6] war der Erste, welcher an der Retina eines Elephanten Fortsätze der vielästigen Zellen deutlich und in vielen Fällen in wahre Opticusfasern übergehen sah, so dass diese Zellen als peripherische Ursprungsorgane der Opticusfasern zu betrachten sind. Er beobachtete ferner, dass zuweilen ein Fortsatz sich theilt, und jeder Theilast zu einer Opticusfaser wird. Diese Beobachtung findet ihre Bestätigung in den vereinzelten Funden Anderer; H. MUELLER, KOELLIKER, REMAK, VINTSCHGAU sahen ebenfalls „genuine Opticusfasern" aus Fortsätzen dieser Zellen entstehen. Indessen verwandeln sich entschieden nicht alle Fortsätze einer solchen Ganglienzelle in Opticusfasern. Dass ein Theil derselben bestimmt ist, benachbarte oder entfernte Ganglienzellen zu verbinden, analog wie nach neueren Forschungen die inneren Fortsätze der Rückenmarkszellen, hat ebenfalls CORTI mit Bestimmtheit gesehen. Es gelang ihm in einem Falle, vier Nervenzellen durch solche Fortsatzfasern in unzweifelhafter Verbindung zu sehen, öfter sah er deutlich je zwei derselben durch Fortsätze verbunden. Ein dritter Theil der Fortsätze endlich geht rückwärts nach den äusseren Retinaschichten, durchsetzt die Molecularschicht und tritt nach KOELLIKER und MUELLER mit den Körnern der inneren Körnerschicht in Verbindung, oder, wie man sich umgedreht ausdrücken kann, ein MUELLER'scher Faden, nachdem er durch ein inneres Korn gegangen,

inserirt sich schliesslich in eine solche Ganglienzelle. Auch Gerlach sah zwei Mal deutlich eine Ganglienzelle mit einem inneren Korn durch ihre Ausläufer in Verbindung. Diesen Beobachtungen gegenüber befremdet ungemein die Behauptung von Blessig, dass es in der Retina gar keine multipolaren Ganglienzellen gebe, das, was man dafür gehalten habe, nur durch netzförmig angeordnete Fasern getrennte Häufchen von Molecularsubstanz mit eingebetteten Körnern (den Zellenkernen) seien, dass daher die sogenannte Ganglienzellenschicht eine dritte innerste Körnerschicht darstelle. Gegen diese Behauptung, welche natürlich auch Alles, was oben von den Schicksalen der Ganglienzellenfortsätze gesagt wurde, negirt, muss ich mich nach eigenen Beobachtungen entschieden aussprechen. Es ist mir wiederholt gelungen, wirkliche Ganglienzellen wenigstens so weit zu isoliren, dass an ihrer Zellennatur auch nicht der leiseste Zweifel bleiben konnte; ausserdem ist zu bemerken, dass das Ansehen der Kerne derselben ein ganz anderes ist, als das der „Körner" der beschriebenen äusseren Schichten.

Wir kommen zur folgenden Schicht der Retina, der Nervenfaserschicht (a. a. O. *Fig.* I u. III, 7). Es wird dieselbe gebildet, indem die im Sehnervenstamm zu einem Bündel zusammengepackten Opticusfasern divergirend nach allen Seiten hin ausstrahlen, zu kleineren unter spitzen Winkeln sich kreuzenden Bündeln vereinigt. Vortreffliche Bilder dieser Ausbreitung des Sehnerven geben Koelliker und Mueller a. a. O. *Fig.* VI, VIII und XIV. Der Stamm des Nerven durchbohrt bekanntlich am hinteren Umfang und nach innen vom Ende der Augenachse die Häute des Augapfels, während seine Scheide und Binnenscheiden in die feste äussere Kapsel desselben, die Sclerotica, übergehen. Als compactes Bündel treten seine Fasern bis an die innere Netzhautoberfläche, über deren Ebene dasselbe sogar mit einer geringen Wölbung, dem sogenannten *colliculus nervi optici*, aus dessen Mitte die Netzhautgefässe heraustreten, vorragt. Hier angelangt beugen die Fasern sämmtlich unter rechtem Winkel nach allen Richtungen um, und verlaufen radial in der Ebene der Netzhaut, deren innerste Schicht bildend, gegen die *ora serrata* hin. Betrachtet man die Fläche der Netzhaut von innen, so sieht man, dass die Fasern einen Theil derselben aussparen, indem sie in Bogen um ihn herumlaufen oder an seinem Rand in die tieferen Schichten umbeugen, d. i. die sogenannte *macula lutea*, an welcher die oberflächlichste Schicht daher von der Ganglienzellenlage gebildet wird (a. a. O. *Fig.* I u. II). Man sieht ferner, dass besonders gegen die *ora serrata* hin die Fasern nicht eine dicht an der anderen, ohne alle Lücken, sondern in Bündeln, die ein sehr spitzwinkliges Maschennetz bilden, verlaufen. Auf Querschnitten von verschiedenen Gegenden der Retina, die in der Richtung der Meridiane geführt sind, sieht man dagegen, dass die Dicke der Nervenfaserschicht von der Eintrittsstelle des Nerven nach allen Seiten hin gegen die *ora serrata* beträchtlich abnimmt, immer weniger Fasern übereinander verlaufen. Es verlieren sich auf ihrem Wege die einzelnen Fasern allmälig, bis endlich in grösserer oder geringerer Entfernung von der *ora serrata* keine derselben mehr übrig ist; Blessig behauptet sogar, dass über den

Aequator hinaus gar keine Nervenfasern mehr zu finden seien, während Koelliker dieselben bis dicht an die *ora serrata* verfolgt hat. Weder auf Flächenansichten noch auf Querschnitten ist es bis jetzt gelungen, unmittelbar das Schicksal aller dieser allmälig aufhörenden Fasern zu beobachten; dennoch lässt sich ein bestimmtes Urtheil darüber aussprechen. Im Verein mit der negativen Thatsache, dass nirgends ein freies Ende oder gar eine Terminalschlinge einer Opticusfaser zu sehen ist, drängen uns die wenn auch noch so spärlichen Beobachtungen des Zusammenhanges von Opticusfasern mit Ganglienzellen zu der Annahme, dass alle Opticusfasern in solchen Zellen ihr Ende oder ihren Ursprung finden, eine Annahme, zu deren Gunsten ganz besonders gewichtig noch die Analogie der Endigungsweise der Acusticusfasern in Ganglienzellen in die Waagschale fällt, eine Annahme, die ferner, wie wir unten sehen werden, fast unabweisbar ist, wenn wir an die Möglichkeit einer Erklärung der räumlichen Wahrnehmung durch das Auge denken wollen, eine Annahme endlich, die darum unerlässlich ist, weil die Nervenfaser an sich durch Licht nicht erregbar ist, sie daher in der Retina mit Endapparaten, welche Lichtwellen in einen Nervenreiz umsetzen, verbunden sein muss. Wir haben uns demnach vorzustellen, dass eine Faser nach der anderen nach aussen umbeugt, in die Ganglienzellenschicht eintritt und daselbst als Ausläufer einer solchen Zelle in dieser aufhört, oder, wie vielleicht richtiger gesagt wird, nur eintritt, um an der gegenüberliegenden Seite als zweiter Fortsatz wieder auszutreten. Die Verfolgung der Nervenfasern in der Retina wird durch ihre ausserordentlich zarte Beschaffenheit sehr erschwert; sobald die Fasern aus dem Stamm des Opticus in die Netzhaut selbst übertreten, verlieren sie ihre dunklen Contouren, und werden zu blassen, dünnen, durch den geringsten Druck Varicositäten erhaltenden oder zerreissenden Fäden, an denen, wie bei den feinsten Fäden der Centralorgane, nach dem Tode keine Scheidung in Mark und Achsencylinder wahrzunehmen ist. Auch in der Nervenfaserschicht der Retina bemerken wir jene senkrecht zur Netzhautfläche laufenden Elemente, die wir besonders in den mittleren Schichten sahen, und zwar sehen wir die feinen Fasern oder Fäden hier zu Bündeln (a. a. O. *Fig.* III *d*, *Fig.* XIV *c*) geordnet, welche die Spalten und Maschen in dem Netz der Nervenbündel ausfüllen, durch diese Lücken hindurch bis an die innerste Oberfläche der Retina treten, an die letzte Schicht derselben:

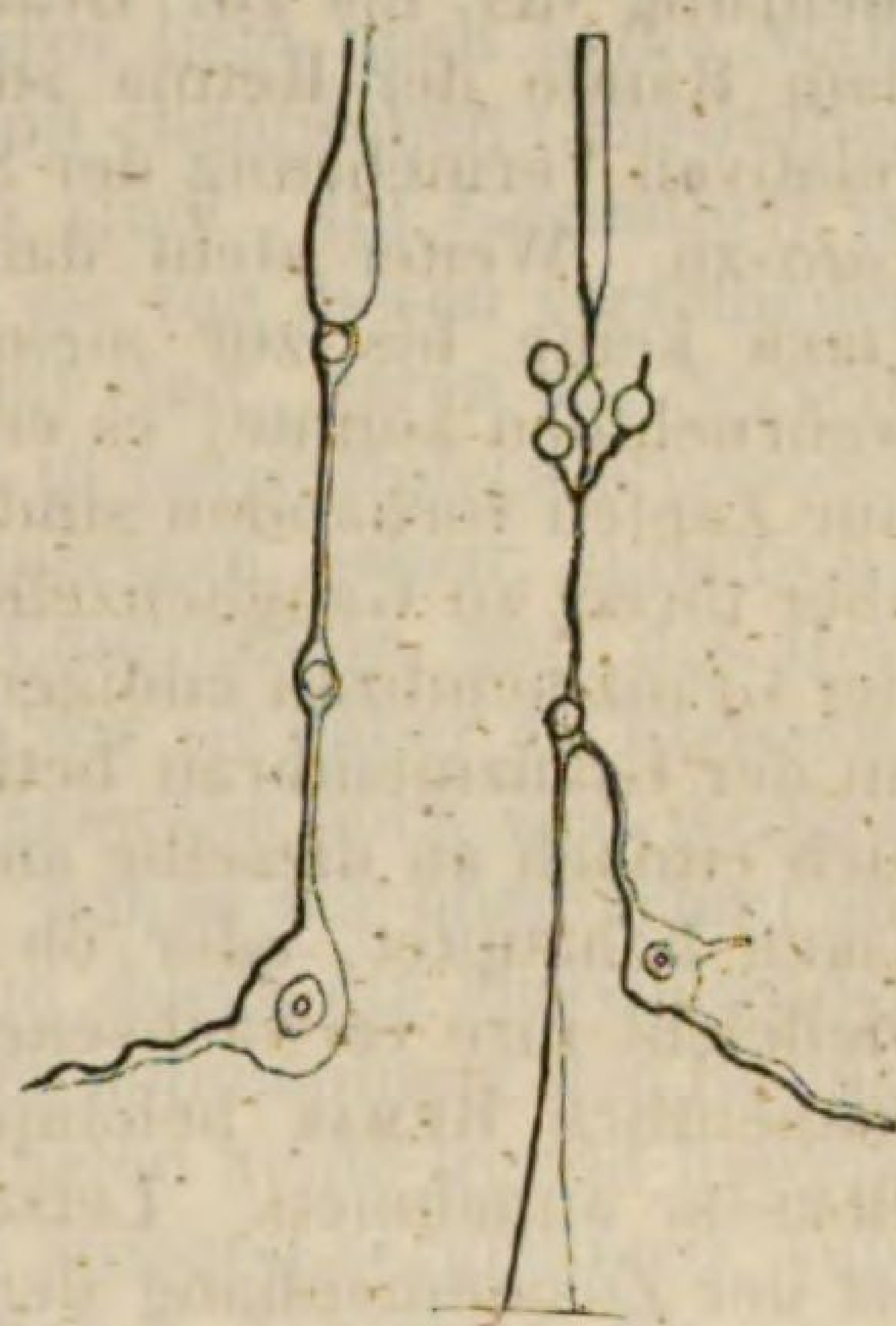
die Gränzmembran, *membrana limitans* (a. a. O. *Fig.* I—IV, u. XV, 8), eine structurlose, zu den sogenannten „Glashäuten" gehörige Membran, sich ansetzen.

Eine besondere Betrachtung verdient noch der in mancher Beziehung abweichende gelbe Fleck wegen seiner physiologischen Wichtigkeit als derjenige Theil der Retina, welchem die schärfste Gesichtswahrnehmung eigen ist. Es ist dies bekanntlich eine durch ihre gesättigte gelbe Färbung ausgezeichnete eirunde Stelle, welche etwas über 1‴ nach aussen von dem *colliculus nervi optici* entfernt beginnt, und in ihrem kleinsten Durchmesser etwa 0,5‴, im grössten etwa 1,5‴ breit ist. In ihrer

Mitte unterscheidet man als *fovea centralis* eine vertiefte Grube von eckiger Gestalt (Bergmann). An Präparaten, die in Chromsäure erhärtet sind, sieht man eine etwas erhabene Falte, *plica centralis*, von dem Rande des Opticuseintrittes bis zum gelben Fleck verlaufen, welche indessen im Leben nicht existirt, wie Hannover, Henle, H. Mueller, Koelliker und Krause an frischen Augen von Hingerichteten oder kürzlich Verstorbenen nachwiesen. Einige läugnen auch die Existenz der *fovea centralis* im Leben. Das Vorhandensein derselben erscheint aber nothwendig, wenn man die durch Messungen besonders von Bergmann constatirte ausserordentliche Verdünnung der Retina an der betreffenden Stelle (von 0,16‴ bis auf 0,03‴) bedenkt. Bergmann beobachtete ferner zwei den gelben Fleck von oben und unten umfassende Randwülste, gebildet durch die im Bogen herumlaufenden Nervenbündel; ob diese im Leben vorhanden sind, ist fraglich, um so mehr, da man auf der Rückseite der Retina diesen Wällen entsprechende Thäler findet (Blessig). Krause fand indessen die Wälle in der unmittelbar nach dem Tode untersuchten Retina eines Enthaupteten ebenfalls. Was nun das Verhalten der einzelnen Retinaschichten am gelben Fleck betrifft, so ist schon oben bemerkt, dass man hier in der äussersten Schicht nur Zapfen dicht an einander, ohne zwischengelagerte freie Stäbchen trifft, wie zuerst von Henle festgestellt worden ist, dass ferner keine oberflächliche Nervenfaserschicht vorhanden ist, so dass man unter der *membrana limitans* direct auf die vielschichtige Nervenzellenlage stösst. Nach Bergmann fehlt indessen auch diese im Boden der *fovea centralis*, so dass also in der Mitte des gelben Fleckes die innere Körnerschicht (und auch diese verdünnt) unter der Gränzmembran zu Tage liegt. Von besonderem Interesse ist eine weitere Beobachtung Bergmann's über das Verhalten der von den Zapfen ausgehenden Mueller'schen Fäden im gelben Fleck und der *fovea centralis*. Während Koelliker die Ausläufer der Zapfen am gelben Fleck nicht bis zu den innersten Schichten verfolgen konnte, und in der *fovea* gänzlich vermisste, wies Bergmann nach, dass diese Zapfenfäden in der *fovea* nicht, wie in den übrigen Retinaparthien, senkrecht nach innen, sondern nach allen Seiten hin von der Mitte der *fovea* aus schräg, ziemlich der Fläche der Retina parallel, seitwärts verlaufen. Dies erscheint ganz natürlich, wenn in der *fovea* die Ganglienzellen, zu denen diese Fäden laufen, fehlen; sie müssen sich dann von der *fovea* aus schräg nach den peripherischen Parthien des gelben Fleckes, in denen die Ganglienzellenschicht mächtig ist, wenden. Die Schräglage der Mueller'schen Fasern erscheint daher besonders auffallend in der Zwischenkörnerschicht am Rande der *fovea*.

Nach dieser ausführlichen Beschreibung der einzelnen Retinaschichten haben wir nun ihren Zusammenhang zu untersuchen; die Verfolgung eines von einem Zapfen oder Stäbchen ausgehenden Mueller'schen Fadens durch die Schichten hindurch führt uns zu einem vollständigen Schema, welches in beifolgenden Figuren dargestellt ist, dessen Details wir schon in der vorhergehenden Schilderung zerstreut gegeben haben. Statt die Retina in übereinander liegende Schichten zu zerspalten, be-

trachten wir sie jetzt aus in der Richtung der Radien des Auges, also senkrecht zur Retinafläche nebeneinander gestellten, Elementen zusammengesetzt. Diese Elemente beginnen aussen als Zapfen oder Stäbchen und gehen continuirlich durch alle Schichten, mit den Gewebselementen derselben in Zusammenhang tretend, als MUELLER'sche Fasern, oder Radialfasern bis zur *membrana limitans* (a. a. O. *Fig.* XII $\varkappa$ λ). Das Zapfenkorn am inneren Ende eines Zapfens, welches der äusseren Körnerschicht angehört, entlässt eine Radialfaser als feinen blassen Faden, welcher senkrecht durch die Zwischenkörnerschicht bis zu einem Korn der inneren Körnerschicht, in welches er sich inserirt, verläuft. Desgleichen geht der Ausläufer eines Stäbchens zunächst zu einem Korn der äusseren Körnerschicht, entspringt an dessen anderer Seite wieder, und geht durch die Zwischenkörnerschicht zu einem Korn der inneren Körnerschicht. Nach KOELLIKER scheint es jedoch Regel zu sein, dass mehrere Körner der äusseren Körnerschicht, die also nach aussen mit ebensoviel Zapfen verbunden sind, ihre inneren Ausläufer zu einem einzigen Faden vereinigen, der dann in ein inneres Korn eintritt. Nicht selten scheint auch ein Stäbchenausläufer hintereinander durch mehrere äussere Körner zu gehen. Jede von aussen in ein inneres Korn eingetretene Radialfaser tritt auf dessen innerer Seite wieder aus und läuft senkrecht weiter durch die innersten Schichten, während häufig ein inneres Korn ausserdem noch einen Seitenausläufer entlässt. So weit die Untersuchungen reichen, lässt sich nun das weitere Schicksal der MUELLER'schen Fasern folgendermaassen aussprechen. Die von den Zapfen kommenden Fasern gehen, nachdem sie als innere Ausläufer aus einem inneren Korn ausgetreten sind, direct zu einer Ganglienzelle, inseriren sich als nach aussen gerichteter Fortsatz (s. oben) in dieselbe, treten somit durch die Ganglienzelle in mittelbaren Zusammenhang mit einer Opticusfaser, welche auf der anderen Seite der Zelle von ihr entspringt. Die inneren Körner dagegen, welche die Stäbchenfäden aufnehmen, schicken ihre inneren Ausläufer senkrecht durch die Ganglienzellen- und Nervenfaserschicht hindurch bis an die *membrana limitans*, an welcher sie sich mit einer conischen Anschwellung inseriren, während gleichzeitig, ob in allen Fällen, ist zweifelhaft, das innere Korn einen oben erwähnten seitlichen Ausläufer zu einer Ganglienzelle schickt, so dass also auch die Stäbchenfäden in mittelbare Continuität mit Opticusfasern treten. Die zur *membrana limitans* gehenden inneren Ausläufer der inneren Körner treten zu Bündeln zusammen, welche die Maschen zwischen den netzförmig sich kreuzenden Opticus-



faserbündeln ausfüllen (s. a. a. O. *Fig.* III *d*, *Fig.* XIV *c* von innen gesehen). Je weiter die Maschen werden, also je entfernter vom gelben Fleck, desto dicker werden die Bündel der durchtretenden Fasern, in der Nähe der *ora serrata* endlich, wo die Nervenfasern gänzlich aufhören, bilden die Fasern fast eine einzige unterbrochene Masse. Diese Vermehrung der bis zur Gränzmembran gehenden Radialfaserenden nach dem Rande der Retina zu stimmt vortrefflich mit der entsprechenden relativen Vermehrung der Stäbchen gegen die Zapfen nach der *ora serrata* zu. Weiter steht damit in Einklang, dass im gelben Fleck Koelliker keine bis zur *membrana limitans* vordringenden Radialfasern wahrnehmen konnte; es erklärt sich dies daraus, dass am gelben Fleck nur Zapfen vorhanden sind, die von diesen entspringenden Radialfasern aber direct zu Ganglienzellen gehen, lediglich in diesen, nicht aber an der Gränzmembran endigen, wie die Stäbchenfäden. Was diese Endigung an der Gränzmembran betrifft, so streitet man darüber, ob die Fasern sich einfach an dieselbe anlegen, ohne mit ihr zu verwachsen, wie Koelliker behauptet, oder ob die Fasern fest an die Membran anwachsen, vielleicht ihre verwachsenen Endflächen die Membran selbst bilden, wie namentlich Remak behauptet, aber auch Vintschgau, Bergmann und Blessig annehmen. Letztere Ansicht scheint die richtigere, auch mir ist der Zusammenhang der Radialfaserenden mit der Gränzmembran als ein sehr inniger erschienen, und solche Präparate, wie sie Koelliker selbst a. a. O. *Fig.* VII abbildet, wo die inneren Enden der Fasern an der Membran hängen geblieben sind, scheinen seiner Ansicht wenig günstig.

So weit die histiologischen Thatsachen;[7] es handelt sich jetzt noch um ihre physiologische Interpretation, und diese drängt sich in die Beantwortung der Frage zusammen: in welcher Beziehung stehen die beschriebenen mannigfachen Formelemente der Retina zu den Nerven und zur Function der Retina als Perceptionsorgan der Schwingungen des Lichtäthers? Die Antwort kann nur eine Hypothese sein, es ist aber auch meines Erachtens nur eine einzige Hypothese möglich, welche mit den histiologischen Thatsachen, wie mit den Postulaten der Physiologie ohne Zwang vereinbar ist. Das ist die von Koelliker und Mueller vertretene Ansicht, dass die Stäbchen und ganz besonders die Zapfen als peripherische Endorgane der Opticusfasern, als Organe zu betrachten sind, in welchen die Lichtwellen einen unbekannten physikalischen oder chemischen Vorgang hervorrufen, welcher durch die Mueller'schen Radialfasern geleitet, in den Ganglienzellen in einen Nervenerregungsprocess, für welchen die Opticusfasern einfache Leiter darstellen, umgesetzt wird. Die physiologischen Gründe, welche uns unabweisbar zwingen, die Aufnahmeorgane der Lichtwellen ausserhalb der Opticusfasern zu suchen, die Thatsachen, welche direct beweisen, dass diese Aufnahmeorgane hinter den Opticusfasern in der Retina liegen müssen, werden uns später beschäftigen. Der nachgewiesene Zusammenhang der Stäbchen und Zapfen, welche durch ihre Lage und Anordnung so überzeugend ihre Bestimmung verrathen, mit den Ganglienzellen und Opticusfasern, hebt jedes Bedenken gegen jene Annahme, giebt ihr den

höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit. So lange wir indessen das Verhalten der Stäbchen und Zapfen gegen die Aetherschwingungen nicht genau kennen, dünkt es mir unnöthig darüber zu streiten, ob diese Gewebselemente und ihre Communicationsfasern „nervöser Natur“ sind oder nicht. Die Communication mit den genuinen Opticusfasern und ihre hypothetische functionelle Beziehung zu diesen rechtfertigt wohl ihre Bezeichnung als Nervenendapparate, allein darin liegt noch keine Nothwendigkeit, dass sie in ihrer histiologischen und chemischen Constitution mit Nervenfasern und Nervenzellen identisch sind. Im Gegentheil ist *a priori* fast die Annahme nothwendig, dass sie von diesen verschieden sind, weil sie eben zu einer Function bestimmt sind, deren die Nervenelemente selbst unfähig sind, d. i. Lichtwellen in jenen Molecularprocess, den wir in der leitenden Nervenfaser vorauszusetzen haben, umzuwandeln. Bis zur genaueren Erforschung ihrer Constitution und des Herganges dieses Umsetzungsprocesses betrachten wir sie daher als Elemente *sui generis*. Dass ihre Zurechnung zum Bindegewebe noch weit weniger gerechtfertigt ist, als die zum Nervengewebe, haben wir oben schon angedeutet; Blessig hat sich zu dieser Annahme durch die abweichenden Ergebnisse seiner Untersuchungen über den Zusammenhang der Retinaelemente verleiten lassen, allein selbst diese bieten keine irgend beweiskräftige Stütze für eine solche Annahme. Die äusserst sorgfältigen, subtilen mikrochemischen Untersuchungen, welchen C. Schmidt [8] die ganze Retina unterworfen hat, zeigen mit Bestimmtheit, dass in derselben entschieden keine irgend erhebliche Menge leimgebender Substanz enthalten ist, während sich aus ihr zwei Substanzen gewinnen lassen, welche in ihren Reactionen weder mit Chondrin, noch mit Knochenleim, noch mit den bekannten Albuminaten völlig übereinstimmen. Mögen diese Substanzen nun aus diesem oder jenem Gewebselement stammen, sie geben für keines ein Merkmal zur histiologischen Classification ab. Wenn Blessig aus der Uebereinstimmung vieler Reactionen dieser Substanzen mit denen der Haut des Embryo die Bindegewebsnatur der Retinaelemente ausser den Opticusfasern erschliesst, so geht er weit über die Tragweite der physiologischen Chemie hinaus, wie dies leider so häufig geschieht. [9]

[1] Die Geschichte der Literatur der Retina-Histiologie in der vor-Mueller'schen Zeit ist ausserordentlich gross; es würde uns hier eine ausführliche Betrachtung derselben zu weit führen. Wir machen daher unter Hinweis auf die Lehrbücher der Gewebelehre nur auf die wichtigsten älteren Arbeiten aufmerksam. Die Arbeit von Jacob, dem Entdecker der wichtigsten Retinaschicht, findet sich in *Med. chirurg. Transact.* Vol. XII, Part II. London 1822. Genauere Untersuchungen über diese Schicht stellten an: Volkmann, *Neue Beitr. zur Physiol. d. Gesichtssinnes*, Leipzig 1836; Langenbeck, *de retina observ. anatom. patholog.*, Göttingen 1836, und insbesondere Treviranus, *Beitr. zur Aufklärung d. organ. Lebens*, II. Bremen 1837, welcher bereits die Stäbchen als Aufnahmeorgane des Lichtbildes, als Nervenendapparate auffasste. Es folgen weitere treffliche Arbeiten von Valentin, *Repertorium* 1837, Bd. II. pag. 249; Bidder, *zur Anatomie der Retina*, Mueller's *Arch.* 1839, pag. 371 u. 1841, pag. 248; Lersch, *de retin. struct. microscop. dissert. inaug.*, *Berolini* 1839; Pappenheim, *Spec. Gewebelehre d. Gehörorgans*, Breslau 1840, pag. 100; Henle, *Allgem. Anatom.* pag. 385 u. 661; Remak, *zur mikrosk. Anatomie d. Retina*, Mueller's *Arch.* 1839, pag. 165; Hannover, *recherch. anat. sur le syst. nerv.*, Copenh. 1844; Pacini, *über die feinere Textur der Retina*,

aus d. Ital., Freiburg 1847; BRUECKE, *Anat. Beschr. des menschl. Augapfels*, Berlin 1847. u. MUELLER's *Arch.* 1844, pag. 444. — [2] H. MUELLER's bahnbrechende Arbeiten finden sich: *Zur Histiologie der Netzhaut, Ztschr. f. wissensch. Zool.* 1851, Bd. III. pag. 234, u. *Verh. d. Würzb. phys.-med. Gesellsch.* Bd. II. pag. 216, Bd. III. pag. 336, Bd. IV. pag. 18. — [3] Die Untersuchungen und Ansichten von KOELLIKER sind zusammengefasst in: *Mikrosk. Anatom.*, Bd. II. 2. Abth., pag. 648; *Gewebelehre*, 2. Aufl., pag. 633; *Würzb. Verh.* 1852, Bd. III. pag. 316. Vergl. ferner A. CORTI, *Beitr. zur Anatomie der Retina*, MUELLER's *Arch.* 1850, pag. 274, u. *Histol. Unters. an einem Elephanten, Ztschr. f. wissensch. Zool.* 1854, Bd. V. pag. 87; HANNOVER ebendas. pag. 17; M. DE VINTSCHGAU, *richerche sulla structura microsc. della retina, Sitzungsber. d. Wiener Academ.* Decemb. 1853; REMAK, *Allgem. med. Centralzeitung* 1854, No. I. pag. 1; *Deutsche Klinik* 1854. No. 16; HENLE, *Vers. u. Beob. a. e. Enthaupteten, Ztschr. f. rat. Med.* N. F. Bd. II. pag. 305; BERGMANN, *zur Kenntniss des gelben Fleckes*, ebend. N. F. Bd. V. pag. 245; KRAUSE, *Unters. a. d. Leiche e. Enthaupteten, Ztschr. f. rat. Med.* N. F. Bd. VI. pag. 105. — [4] BLESSIG, *de retinae textur. disquis. microscop. Diss. inaug.* Dorpat 1855. — [5] LERSCH a. a. O. pag. 41 beschreibt bereits ganz richtig bei Fröschen den Uebergang der Stäbchen am inneren Ende in feine Fäden, deren Zusammenhang mit den Körnchen (*corpusculum granosum*) und den Zusammenhang der Körner untereinander durch Fäden. Auch finden sich ganz richtige Andeutungen in seiner *Beschreibung der Retina der Fische*, besonders des Hechtes, pag. 42 u. 43, wo er *papillae bipedes* beschreibt. — [6] Auch VALENTIN a. a. O. spricht bereits von einem Zusammenhang der Stäbchenschicht durch Bündel von Bindegewebsfasern mit der eigentlichen Retina. Vergl. die Abbildungen von CORTI, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. V. Taf. V. — [7] Die Beschreibung der Netzhautgefässe werden wir unten bei der Lehre von den entoptischen Erscheinungen geben. Besser als am ausgeschnittenen injicirten Auge können wir die Gefässe der Retina entweder mittelst des Augenspiegels am Auge lebender Personen, oder unter gewissen unten zu beschreibenden Bedingungen im eignen Auge wahrnehmen. — [8] C. SCHMIDT hat diese Untersuchungen auf Veranlassung von BLESSIG mit gewohnter Meisterschaft ausgeführt; BLESSIG theilt dieselben als Anhang zu seiner *Dissertation* pag. 67—82 mit. Leider müssen wir auf ausführliche Besprechung derselben hier verzichten, und können es, da dieselben keine Basis für physiologische Schlüsse darbieten. — [9] Fassen wir den Begriff Bindegewebe nur in der allgemeinsten wörtlichen Bedeutung auf, so dass damit nur eine Masse bezeichnet wird, welche zur Verbindung anderer Gewebselemente dient, so scheint von allen Elementen der Retina eine solche Bestimmung höchstens jenen Parthien der Radialfasern, welche von den inneren Körnern direct durch Ganglienzellen- und Opticusfaserschicht an die *membrana limitans* gehen, und jener structurlosen Zwischensubstanz, in welche Stäbchen, Körner- und Radialfasern eingebettet sind, zuzukommen. Alle anderen Elemente sind wesentlich bei der Function der Netzhaut betheiligt.

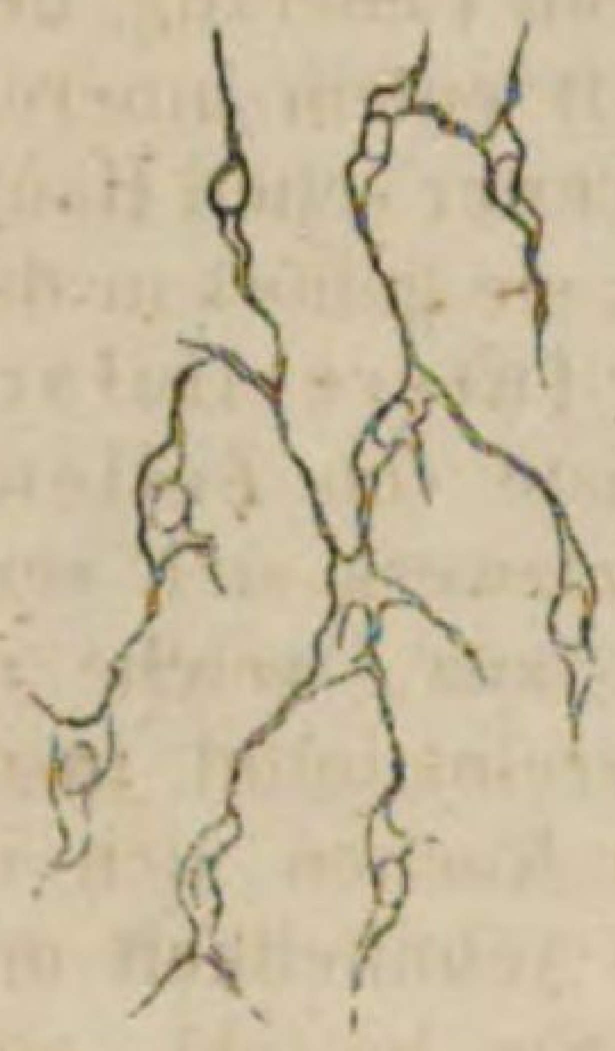
§. 225.

Die dioptrischen Apparate.[1] Zwischen die Aussenwelt und die aufnehmende Netzhautfläche ist ein System durchsichtiger Medien, Gewebe und Flüssigkeiten von beträchtlichem, bei den einzelnen Theilen des Systems verschiedenem Brechungsvermögen eingeschoben, durch welche die Schwingungen des äusseren Lichtäthers sich fortpflanzen müssen, um die Retina zu treffen und zu erregen. Es stellt dieses System, wie wir genau nachweisen werden, einen collectiv-dioptrischen Apparat dar, welcher die parallelen oder divergirenden Lichtstrahlen, welche seine nach aussen gewendete Fläche treffen, in der Weise von ihrem Wege ablenkt, dass sie in einem Punkte sich vereinigen; dieser Vereinigungspunkt fällt in die Ebene der Netzhaut, oder richtiger, kann durch gewisse Veränderungen im Apparat immer in diese Ebene gebracht werden. Es besteht der Apparat aus der uhrglasförmig gewölbten Hornhaut, dem hinter ihr befindlichen Augenkammerwasser, der Kry-

stalllinse und dem Glaskörper; Lage und allgemeine Formverhältnisse dieser Theile müssen wir aus der Anatomie als völlig bekannt voraussetzen, wir erörtern hier nur kurz die wichtigsten histiologischen Verhältnisse.

Die Hornhaut, *cornea*, das vorderste stärker gewölbte Segment der Sclerotica, besteht aus drei Lagen: 1) einem äusseren Ueberzug, der *conjunctiva corneae*, 2) der eigentlichen Hornhaut, 3) einem inneren gegen die Augenkammer gekehrten Ueberzuge, der DESCEMET'schen Haut. Die mittelste Lage bildet die Hauptmasse der Hornhaut; sie gehört in die grosse Klasse von Geweben, welche aus leimgebender Intercellularsubstanz und einem in dieselbe eingebetteten Gerüste von Zellen, welche durch Ausläufer zu einem communicirenden Netzwerk sich verbinden, zusammengesetzt sind. Die Intercellularsubstanz, welche in ihrer chemischen Constitution mit der des Knorpels übereinstimmt, insofern sie, wie J. MUELLER zuerst nachgewiesen, beim Kochen sich in Chondrin verwandelt, zeigt ihrer Structur nach grosse Aehnlichkeit mit dem glutingebenden Bindegewebe mancher Theile. Sie besteht, wie dieses häufig, aus platten Bündeln, welche wiederum in der Längsrichtung mehr weniger scharf in feine parallele Fäserchen, Fibrillen, zerfällt sind. Diese Bündel, welche sämmtlich der Fläche der Hornhaut parallel laufen, kreuzen sich untereinander auf das Mannigfachste unter sehr spitzen Winkeln, so jedoch, dass die gebildeten Maschen immer vollständig von anderen eingeschobenen Bündeln ausgefüllt werden, mithin nirgends eine sichtbare Lücke bleibt. KOELLIKER vergleicht die Hornhaut dieser Structur nach sehr richtig mit einem zusammengedrückten Schwamm; sie gleicht auch einer geflochtenen Bastmatte, nur das die Kreuzung der Bündel nicht so regelmässig und nicht rechtwinklig geschieht. Bläst man durch einen Einstich Luft in das Parenchym der Cornea, so gelingt es häufig, durch Luft die Bündel auseinander zu drängen, so dass sich lufthaltige in den verschiedensten Richtungen sich durchkreuzende Maschen bilden. In dieses Netzwerk eingebettet liegen die Zellen der Hornhaut, die von VIRCHOW zuerst richtig beschriebenen und in ihrer histiologischen Bedeutung aufgefassten Hornhautkörperchen, die Analoga der Knorpelzellen, Knochenzellen, Zahnbeinröhrchen, und der elastischen Zellen im eigentlichen Bindegewebe, der sogenannten Bindegewebskörperchen (Kernfasern). Es sind diese Hornhautkörperchen längliche, meist spindelförmige oder sternförmige, kernhaltige Zellen, welche sich nach beiden Enden oder nach mehreren Seiten hin in hohle dünne Ausläufer fortsetzen, welche mit den Ausläufern benachbarter oder entfernterer Zellen anastomosiren. Umstehende Figur zeigt das von diesen Zellen gebildete Netzwerk; es stellt dasselbe ein Kanalsystem dar, welches die ganze Hornhaut durchzieht; die hohlen Ausläufer bilden Röhren, durch welche der flüssige Inhalt sämmtlicher Zellen in Verbindung steht. Es entsprechen daher die Zellen in ihrer Function genau den ebenso verbundenen sternförmigen Knochenzellen, welche den aus den Blutkanälen aufgesaugten Ernährungssaft zu allen Theilen des Knochenparenchyms führen. Für beide Zellenarten hat

Gerlach direct erwiesen, dass sie wirklich ein durchgängiges Röhrensystem bilden, indem es ihm gelungen ist, Knochenzellen und Hornhautkörperchen mit gefärbtem Leim zu injiciren. Der Parenchymsaft, welcher sich aus zerschnittenen Hornhäuten gewinnen lässt, und welcher in seiner chemischen Constitution, so weit dieselbe erkannt ist, sich eng an die näher untersuchten plastischen Parenchymsäfte anderer Gewebe, der Muskeln insbesondere, anschliesst, stammt jedenfalls zum grössten Theil aus diesem von den Hornhautkörperchen gebildeten Röhrennetz. Ich habe an Kalbsaugen diesen Saft zu analysiren gesucht, und gefunden, dass es eine neutral reagirende, an Natron-Albuminat verhältnissmässig reiche Flüssigkeit ist, welche neben Albumin auch geringe Mengen von Casein enthält; die Mineralbestandtheile und ihre relativen Mengenverhältnisse konnte ich der geringen Quantität wegen nicht genauer bestimmen.[2]

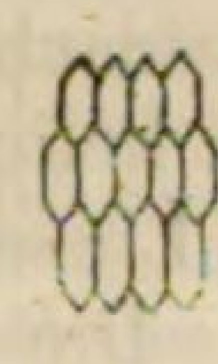


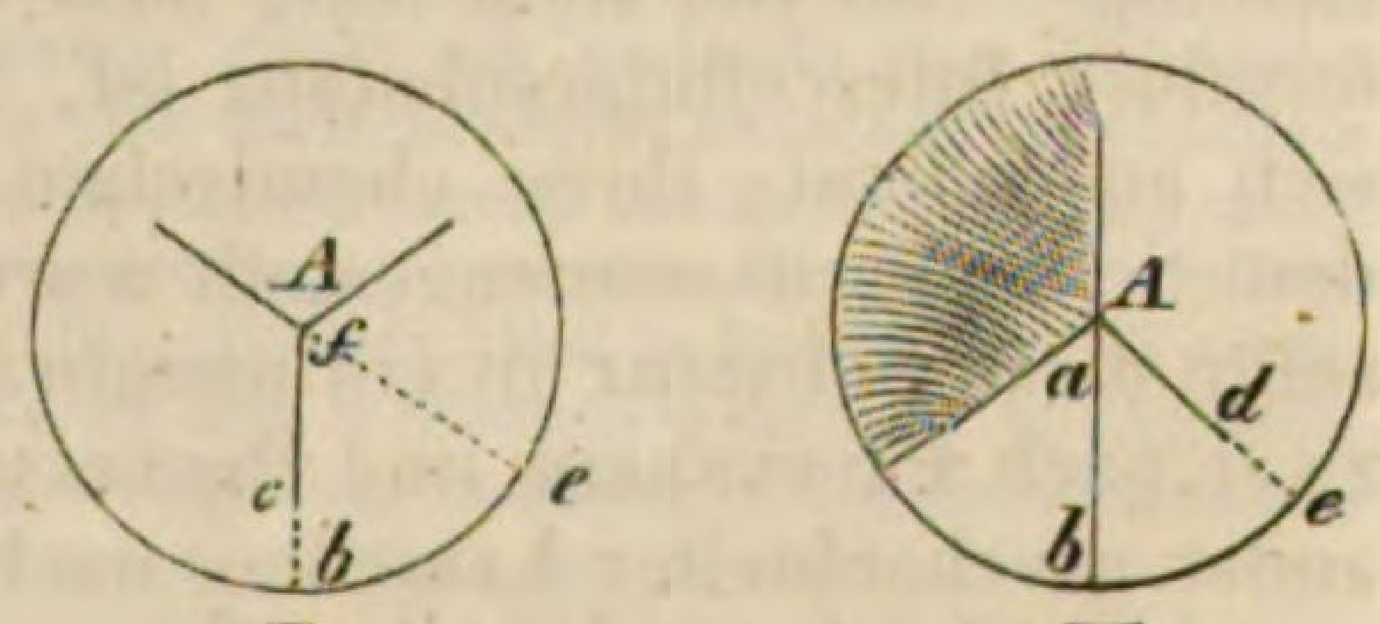
Die Conjunctiva (Bindehaut) der Cornea besteht aus einer der eigentlichen Hornhaut aufgewachsenen structurlosen Lamelle, und einem derselben aufgelagerten mehrschichtigen Epithel, dessen oberflächlichste Lage von platten, pflasterartig verbundenen Zellen gebildet wird. Der innere Ueberzug der Hornhaut, die Descemet'sche oder Demours'sche Haut besteht ebenfalls aus einer der Hornhaut selbst aufgewachsenen structurlosen Membran, welche sich durch ihre sehr vollkommene Elasticität auszeichnet. Am Rande der Cornea löst sich diese Lamelle ringsum in ein Netzwerk äusserst zarter feiner Fäserchen auf, welche zum grössten Theile nach hinten sich umbiegend, als *ligamentum iridis pectinatum* auf die vordere Fläche der Regenbogenhaut übergehen, und mit deren Gewebe verwachsen, zum Theil in den Ciliarmuskel und die Wand des Schlemm'schen Kanals sich verlieren.[3] Diese Membran ist nach der Augenkammer zu ebenfalls von einem Epithel überzogen, welches aber aus einer einfachen Lage schöner polygonaler Zellen besteht.

Den zweiten Theil des dioptrischen Systems bildet das Kammerwasser, der *humor aqueus*, eine dünne, vollkommen durchsichtige, keine Formbestandtheile enthaltende Flüssigkeit. Sie theilt im Allgemeinen die chemischen und physikalischen Charaktere jener Klasse von thierischen Flüssigkeiten, welche man unter dem Namen seröser Transsudate zusammenfasst, von denen indessen gerade der *humor aqueus* am wenigsten gründlich untersucht ist. Wir finden daher in demselben eine der Intercellularflüssigkeit des Blutes nahe verwandte chemische Constitution, eine verdünnte Lösung derselben mit etwas veränderter Proportion der einzelnen Bestandtheile; in letzterer Beziehung erwähnen wir besonders, dass der Faserstoff dem *humor aqueus* entweder gänzlich fehlt, oder wenigstens nicht in nachweisbaren Mengen aus dem Blute in ihn übertritt, dass er ferner zu den eiweissärmsten Transsudaten gehört,

indessen stets nachweisbare Mengen an Alkali gebundenen Albumins enthält.[4]

Wir kommen zu dem wichtigsten brechenden Apparat, der Krystalllinse, einem aus durchsichtigen Fasern oder Röhren in eigenthümlicher Weise geschichteten, in einer besonderen Kapsel eingeschlossenen Organ. Die Gewebselemente der Linsensubstanz, die Linsenfasern, sind lange zarte Röhrchen, deren Quersschnitt ein regelmässiges langgestrecktes Sechseck bildet, erfüllt von einem zähflüssigen, stark lichtbrechenden Inhalt, in welchem bei jungen Röhren an einer Stelle derselben ein Kern wahrzunehmen ist. Diese Röhren verlaufen sämmtlich der Oberfläche der Linse parallel und in der Richtung der Radien derselben, dabei sind dieselben so innig aneinandergefügt, dass überall ohne Zwischenraum und ohne sichtbare Bindesubstanz Kante an Kante, Fläche an Fläche liegt. Am besten überzeugt man sich von der Verbindungsweise auf Schnitten, welche senkrecht auf die Richtung der Fasern an in Chromsäure erhärteten Linsen geführt sind; der Querschnitt erscheint dann als eine honigwabenartige regelmässige Mosaik jener Sechsecke, wie beifolgende Figur zeigt. Zur innigeren Verbindung sind die Ränder der Röhren meist uneben, selbst sägeartig gezahnt. Man spricht gewöhnlich von einem lamellösen Bau der Linse, weil man an derselben schon durch Blasen gegen die Oberfläche concentrisch in einander geschachtelte, der Oberfläche parallel laufende Lamellen wie die Blätter einer Zwiebel abschälen kann. Allein diese Lamellen sind Kunstproducte, als solche nicht präformirt; ihre Entstehung begreift sich leicht aus dem beschriebenen Verlauf der Linsenröhren. Dagegen ist eine andere Spaltungsweise der Linse durch die in gewisser Ordnung gelagerten Enden der Röhren gegeben. Keine Faser bildet einen geschlossenen Kreis, indem sie die ganze Linsenperipherie umgriffe; sondern jede derselben umfasst nur etwas weniger als die Hälfte, und zwar bilden die regelmässig nebeneinander gelagerten etwas angeschwollenen Enden der Fasern auf der vorderen wie auf der hinteren Oberfläche der Linse eine sternförmige Figur mit einer verschiedenen Anzahl von Strahlen. Beifolgende schematische Figur erläutert dieses Verhältniss. *Fig.* I stellt die vordere, *Fig.* II die hintere Oberfläche einer Linse dar. Auf jeder gehen vom Mittelpunkt A drei Strahlen unter einem Winkel von 120° aus, so jedoch, dass die Strahlen der oberen Fläche nicht über die der unteren zu stehen kommen, sondern ein Strahl der einen allemal in die Mitte zwischen zwei der anderen fällt, den von letzteren gebildeten Winkel halbirt. Der Verlauf der Linsenfasern und ihr Verhältniss zu den Sternen ist durch die punktirten Linien angedeutet. Die *Fig.* II im Mittelpunkt anfangende Faser a geht radial nach der Peripherie, biegt bei b auf die hintere





I II

Fläche um und endigt hier bei *c* (*Fig.* I) an dem äusseren Ende eines Strahles. Umgedreht endigt die bei *d* am Ende des Strahles der einen Fläche beginnende Faser im Centrum der anderen Fläche, die an der Mitte eines Strahles beginnenden auch in der Mitte eines Strahles der anderen Fläche. Das obere Feld von *Fig.* II deutet an, dass die Röhren nicht ganz streng radial, sondern etwas seitlich nach den Strahlen hin abweichend verlaufen. Zwischen den einander gegenüberstehenden Faserenden, also in den Strahlen des Sternes, befindet sich eine geringe Menge feinkörniger Ausfüllungsmasse.

Der wesentliche chemische Bestandtheil der Linse ist ein eigenthümlicher Eiweisskörper, das sogenannte Globulin oder Krystallin, welches früher nach Berzelius für identisch mit der Eiweisssubstanz des Blutzelleninhaltes gehalten wurde. Dieses Globulin bildet in concentrirter Lösung den Inhalt der Linsenröhren, ob frei oder an Natron gebunden, ist vorläufig noch nicht entschieden. Lehmann macht indessen sehr wahrscheinlich, dass das Globulin selbst frei, das Natron dagegen, welches in der Asche an Kohlensäure gebunden sich findet, mit einer organischen Säure (Milchsäure?) verbunden in dem Linsenröhreninhalt sich befinde.[5] Aus welcher chemischen Substanz die membranöse Wand der Linsenröhre besteht, ist nicht ermittelt.[6]

Die Linsenkapsel besteht aus einer völlig structurlosen durchsichtigen, elastischen Membran, die zu den sogenannten Glashäuten gehört, und einem die Innenseite der vorderen Hälfte dieser Membran überziehenden einfachen Epithel von polygonalen Zellen.[7]

Der letzte Theil des dioptrischen Apparates ist der sogenannte Glaskörper, *corpus vitreum*, welcher den ganzen inneren Hohlraum des Augapfels zwischen hinterer Linsenwand und Retina ausfüllt, umschlossen von einer durchsichtigen Haut, der *membrana hyaloidea*, welche vorn als *zonula Zinnii* mit zwei Blättern (zwischen denen der *canalis Petiti* liegt) rings am Rande der Linse an deren Kapsel sich inserirt. Bau und Natur dieses Glaskörpers sind vielfach gedeutet worden, und noch heute giebt es unentschiedene Streitfragen in dieser Beziehung.[8] So viel steht fest, dass die Hauptmasse des Glaskörpers eine formlose Intercellularsubstanz ist, welche als solche dem Bindegewebe sich anschliesst, ihres chemischen Verhaltens wegen von Virchow mit dem Schleim zusammengestellt wurde.[9] Nach früheren Untersuchungen sollte diese Substanz in ein membranöses Gerüste eingebettet sein, und zwar nach Pappenheim und Bruecke in ein System concentrisch in einander geschachtelter Lamellen, nach Hannover dagegen in ein Fachwerk von Scheidewänden, die wie die einer Apfelsine radial von der Peripherie nach der Längsachse des Auges verlaufen sollten, ohne dieselbe ganz zu erreichen. Durch Untersuchungen von Bowman, Virchow, Koelliker und Doncan ist indessen erwiesen, dass jene häutigen Scheidewände nur Kunstproducte sind, welche bei der Erhärtung des Glaskörpers in essigsaurem Blei (Bruecke) oder Chromsäure (Hannover) sich bilden. Es findet sich keine Spur einer membranösen Bildung im frischen Glaskörper, die einzigen morphologischen Elemente, welche in demselben

sich finden, sind in der Zwischensubstanz zerstreute, besonders an der Peripherie angehäufte, runde oder spindelförmige kernhaltige Zellen. Nur im embryonalen Glaskörper findet sich ein wirkliches Gerüste als Träger der Gefässe, und zwar eine Art faseriges Balkenwerk, in dessen Kreuzungspunkte Kerne (?) eingelagert sind. GUENSBURG[10] will bei einem dreimonatlichen Embryo des Menschen HANNOVER's radiales Fachwerk gefunden haben, doch ist die membranöse Natur und die Präformation der von ihm beobachteten Gebilde zweifelhaft. Der ausgebildete Glaskörper, in welchem die embryonalen Gefässe zu Grunde gegangen sind, gleicht daher anderen aus Intercellularsubstanz und eingebetteten zerstreuten Zellen bestehenden Geweben vollkommen, gehört in eine Klasse mit den bereits oben bei der Hornhaut aufgezählten. Dass, wie DONCAN meint, die Zwischensubstanz ein Product der Zellen sei, aus diesen durch Berstung oder Transsudation frei werde, ist eine unbegründete der Analogien wegen entschieden zurückzuweisende Vermuthung.

[1] In Betreff der speciellen Literatur der hier zu besprechenden histiologischen Fragen verweisen wir auf die Handbücher der Gewebelehre. — [2] Die Frage nach den Gefässen der Cornea und deren Ernährungsweise ist seit alter Zeit vielfach Gegenstand der Untersuchung und Discussion gewesen; am ausführlichsten findet sich dieselbe beleuchtet bei COCCIUS, *über die Ernährungsweise der Hornhaut*, Leipzig 1852. Es steht fest, dass die Cornea nur äusserst spärlich mit Blutgefässen versorgt wird, nur am Rand derselben finden sich Capillaren und zwar meist schlingenförmig umbiegende, selten erstreckt sich eine solche Schlinge (COCCIUS) bis in die Mitte der Hornhaut. Zur Ernährung des gefässfreien Parenchyms wurden daher, nach Beseitigung der unphysiologischen Hypothese, dass sich dasselbe einfach durch aufgesaugtes Kammerwasser ernähre, von den meisten Anatomen sogenannte „seröse Gefässe" vorausgesetzt. Es ist hier nicht der Ort, über diese Gefässart im Allgemeinen zu discutiren. Was die Hornhaut betrifft, so ist wohl jetzt ausser Zweifel, dass die verzweigten anastomosirenden Hornhautkörperchen als seröse Gefäse fungiren, zweifelhaft dagegen, ob, wie COCCIUS aus seinen fleissigen Untersuchungen schliesst, diese Hornhautkörperchen in offener Communication mit den Blutgefässen stehen, von diesen aus sich injiciren lassen, zweifelhaft ferner, ob ausser ihnen noch anderweitige serumführende Kanäle in der Cornea vorhanden sind. KOELLIKER sah von den wirklichen Capillaren des Randes aus feine Fäden in das Innere der Hornhaut vordringen, lässt indessen unentschieden, ob dies hohle Serumkanäle oder obliterirte embryonale Gefässe sind. — [3] Man streitet, zu welcher Gewebsklasse die Fasern gehören, in welche die DESCEMET'sche Haut am Rande sich auflöst, ob zum Bindegewebe (REICHERT), oder zum elastischen Gewebe (LUSCHKA), oder ob sie *sui generis* (BRUECKE) sind. Das Letztere dünkt mir vorläufig das Richtigste, ganz irrig aber die Annahme, dass die Fasern eine Zwischenform zwischen elastischem und Bindegewebe bilden; eine Zwischenform zwischen einem aus Zellen entstehenden Gewebe und einer Intercellularsubstanz ist ein Unding. Von dem Bindegewebe unterscheiden sich die Fasern evident durch ihre völlige Unlöslichkeit in kochendem Wasser. — [4] Ueber die Transsudate im Allgemeinen vergl. den trefflichen Abschnitt in LEHMANN, *phys. Chemie*, 2. Aufl. III. Bd. pag. 266. Eine sorgfältige Analyse des Kammerwassers hat neuerdings LOHMEYER, *Beitr. zur Histiologie u. Aetiol. der erworb. Linsenstarre*, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. Bd. V. pag. 56, ausgeführt. Es enthielten 100 Theile *humor aqueus* vom Kalbe 98,687 % Wasser u. 1,313 % feste Bestandtheile, darunter 0,467 % organische, 0,846 % anorganische, unter ersteren nur 0,1223 % Natronalbuminat und 0,4210 unbestimmte Extractivstoffe. Unter den anorganischen Stoffen macht Kochsalz, 0,689 %, die Hauptmenge aus. — [5] Interessant ist die Thatsache, dass die schwach alkalisch reagirende Globulinlösung nach dem Coaguliren sauer reagirt, eine Erscheinung, die sich nach LEHMANN auch bei der Coagulation der Krystallsubstanz der Blutzellen zeigt. LEHMANN erklärt dieselbe so, dass die Flüssigkeit phosphorsaures Natron-Ammoniak enthalte, welches sich beim Kochen unter Abgabe von Ammoniak, die man deutlich nachweisen kann, in saures phosphorsaures Natron verwandelt. Hieraus folgert LEHMANN zugleich, dass das Globulin selbst nicht mit Natron verbunden sein könne,

da es sonst dieses Natron zum Ersatz für das entweichende Ammoniak an das Phosphat abgeben müsste, so dass keine saure Reaction entstände. LEHMANN a. a. O. Bd. I. pag. 362. — [6] Die Eiweissnatur des Inhaltes der Linsenröhren erleichtert die Darstellung der im frischen Zustande ihres Lichtbrechungsvermögens wegen schwer sichtbaren Fasern; alle Mittel, welche das Globulin coaguliren, machen die Fasern sehr deutlich, Querschnitte lassen sich ebenfalls an so erhärteten Linsen leicht ausführen. — [7] Sticht man die Linsenkapsel an, so löst der eindringende *humor aqueus* einen Theil ihres Epithels ab; man sieht in der so gewonnenen Flüssigkeit die Zellen desselben suspendirt. Früher hielt man diese zellenhaltige Flüssigkeit für präformirt unter der Linsenkapsel vorhanden, und nannte sie *humor Morgagni*. LOHMEYER ist von Neueren der Einzige, der diesen *humor Morgagni* noch annimmt, ist aber damit ebenso im Irrthum, wie mit der Annahme eines Epithels auf der Aussenseite der Linsenkapsel. — [8] Wir verweisen auf folgende Arbeiten über die Structur des Glaskörpers: PAPPENHEIM, *Gewebelehre des Auges*, pag. 183; BRUECKE, MUELLER's *Arch.* 1843, pag. 345, 1845, pag. 130; HANNOVER ebendas. 1845, pag. 471; BOWMAN, *Lect. on the parts concerning in the operat. on the eye*, London 1849; VIRCHOW, *Arch. f. pathol. Anat.*, Bd. IV. pag. 468; KOELLIKER, *Gewebelehre*, 2. Aufl., pag. 648; DONCAN, *de bouw van het glasachtig ligchaam etc. Nederl. Lanc.* 3. Ser. 3. Jahrg. 1854, pag. 625. — [9] Nach einer Analyse von BERZELIUS besteht die Masse des Glaskörpers aus 98 % Wasser und 2 % fester Substanz, worunter 0,06 % Eiweiss (Mucin?). Neuerdings hat LOHMEYER eine genaue Analyse dieser Flüssigkeit angestellt; nach ihm enthalten 100 Theile Glaskörper:

Wasser	98,640 %
Häute (?)	0,021 „
Natronalbuminat	0,136 „
Fett	0,002 „
Extractivstoff	0,321 „
Salze (überaus vorwiegend Chornatrium, geringe Mengen Phosphate)	0,880 „

[10] GUENSBURG, *Unters. über d. erste Entw. versch. Gewebe*, Breslau 1854, pag. 75.

§. 226.

Die Correctionsapparate. Nur wenige histiologische Erläuterungen über zwei musculöse Apparate, deren wichtige physiologische Dienste, die sie durch ihre Bewegungen leisten, unten genauer erörtert werden sollen. Vor der Linse ist ein kreisförmiger Vorhang, die **Iris** oder **Regenbogenhaut**, mit einer centralen runden Oeffnung für den Durchgang der Lichtstrahlen ausgespannt. Das Grundgewebe dieser Membran ist ein feinfaseriges Bindegewebe, dessen Bündel, sich mannigfach kreuzend, theils radial, theils kreisförmig verlaufen, mit zahlreichen eingebetteten Zellenelementen, welche den Hornhautkörperchen ähnlich geformt, verästelt und durch die Aeste verbunden sind. In physiologischer Beziehung von besonderer Wichtigkeit sind zwei in diese Grundsubstanz eingelagerte Systeme von **glatten Muskelfasern**,[1] deren Bestimmung eine antagonistische, die Erweiterung und Verengerung der Pupille ist. Das eine System stellt einen **Schliessmuskel** dar, besteht aus einem ringförmigen Muskelband, welches dem Pupillenrand zunächst, demselben concentrisch verläuft; seine Contractionen verengen die Oeffnung des Diaphragma's. Das zweite System, der *dilatator pupillae*, besteht aus radial verlaufenden Muskelbündeln, welche in gewissen Abständen von einander vom inneren Sphincter nach der Peripherie gehen; am Sphincter verschmelzen ihre Anfänge, im Verlauf communiciren sie häufig durch Bündelchen, die unter sehr spitzem Winkel von einem zum

anderen gehen. Ihre Endigung an der Peripherie ist noch streitig, nach BRUECKE gehen sie bis zu der faserartigen Endigung der DESCEMET'schen Haut; KOELLIKER konnte die Fasern nicht so weit verfolgen, lässt sie daher in der Substanz der Iris am Ciliarrand sich inseriren. Bei ihrer Contraction erweitern diese Bündel die Pupille, indem sie den Schliessmuskel nach allen Seiten auswärts ziehen. Die Elemente dieser Irismuskeln sind dieselben contractilen Faserzellen, die wir anderwärts kennen gelernt haben; sie sind nicht leicht an der Iris zu isoliren, leicht aber an ihren stäbchenförmigen Kernen, die auf Zusatz von Essigsäure hervortreten, zu erkennen. Nur die Iris der Vögel besitzt, wie schon TREVIRANUS nachgewiesen, quergestreifte animalische Muskelfasern, dem entsprechend auch animalische Bewegung. Die Iris ist gefäss- und nervenreich; die Anordnung der Gefässe, die im Allgemeinen dem Verlauf der Muskelfasern folgt, so dass dem Schliessmuskel ein dichtes ringförmiges Gefässnetz (*circulus arteriosus iridis minor*) entspricht, den Radialmuskeln parallel zahlreiche Gefässe von der Peripherie nach dem Pupillenrande verlaufen, setzen wir als bekannt voraus. Die Nerven, die bekanntlich aus drei verschiedenen Quellen (Sympathicus, Oculomotorius und Trigeminus) stammen, bilden ebenfalls einen dichten Plexus in der Iris; der grösste Theil derselben scheint in den Muskeln zu endigen, die Art der Endigung ist auch hier noch nicht erforscht. Vorder- und Hinterfläche der Iris sind von einem einfachen Epithel überzogen; der Ueberzug der Rückseite, die *uvea*, besteht aus Zellen, welche vollkommen von einer dichten Pigmentkörnchenemulsion erfüllt sind. Es ist dieses Pigmentepithel eine directe Fortsetzung des Pigmentüberzuges, welcher continuirlich die ganze Innenfläche der Chorioidea bekleidet, und aus einer Mosaik aneinander abgeplatteter sechsseitiger Zellen mit so dichter Pigmenterfüllung, dass nur der Kern als lichter Fleck im Centrum durchschimmert, besteht.

Ein zweiter musculöser Hülfsapparat im Auge ist das sogenannte *ligamentum ciliare*, welches als Muskel von BRUECKE erkannt, den Namen *musculus ciliaris* oder *tensor chorioideae* erhielt. Früher wurden die faserähnlichen Elemente, die denselben zusammensetzen, sehr verschieden gedeutet, von Manchen für Nerven, später für Sehnen oder Bindegewebe gehalten; jetzt ist ausgemacht, dass es von einem ausserordentlich dichten Capillarnetz umstrickte, von Nerven vielfach durchzogene contractile Faserzellen sind, welche sich von denen anderer Orte durch ihre geringe Länge und grössere Breite, so wie durch ihre grosse Zartheit, die es beinahe unmöglich macht, sie unzerstört zu isoliren, auszeichnen. Die Bündel dieser Faserzellen verlaufen im Allgemeinen radial in der Art, dass sie innen von der Sclerotica an der Gränze zwischen dieser und der Cornea, und zwar nach KOELLIKER von der inneren Wand des SCHLEMM'schen Kanales entspringend, in das *corpus ciliare* ausstrahlen, und hier auf der Aussenseite der *processus ciliares* endigen.

Die feinere Anatomie und Histiologie der übrigen Theile des Augapfels und seiner äusseren Nebenapparate übergehen wir hier, da ihre

Betrachtung nicht speciell zum Verständniss der folgenden physiologischen Erörterungen erforderlich ist.

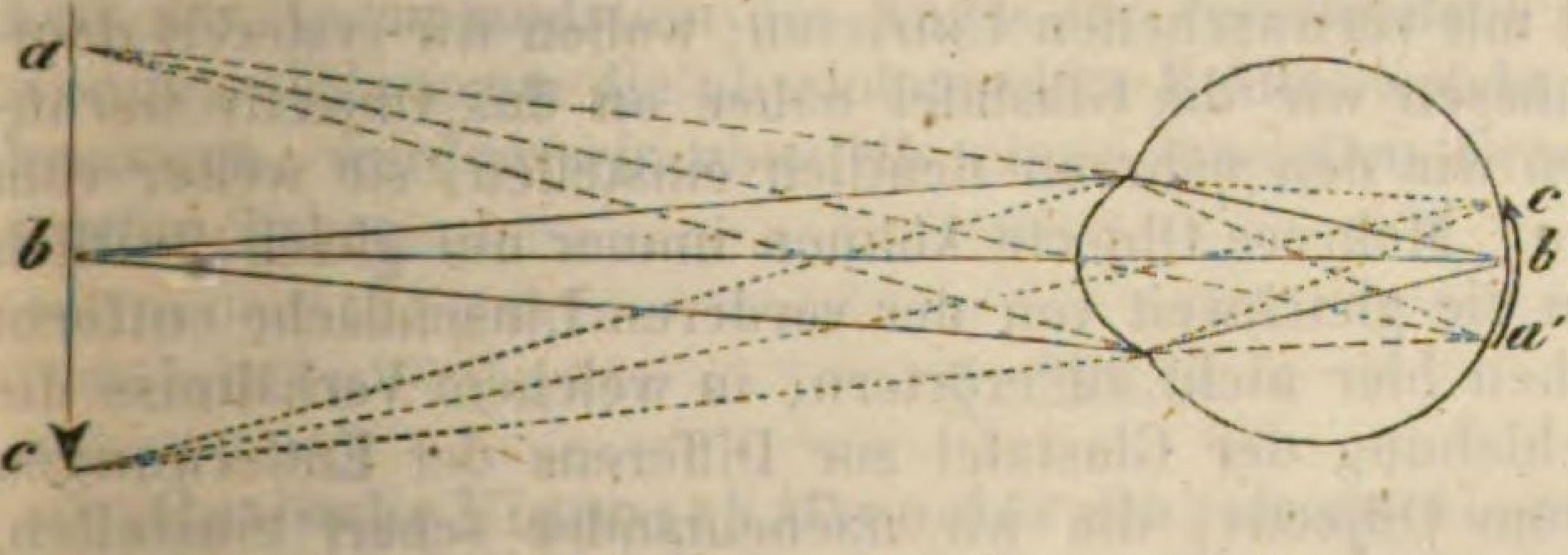
[1] Bevor Koelliker die wahre Beschaffenheit der Elemente der glatten Muskeln kennen gelehrt hatte, beschrieb man die bewegenden Fasern der Iris theils unter dem Titel: „contractiles Bindegewebe" oder Muskelfasern mit dem Charakter des Bindegewebes, letzteres eine Verbindung zweier Begriffe, die jetzt von selbst als völlig unmöglich erscheinen muss. — [2] Treviranus, *vermischt. Schr.*, Bd. III. pag. 566; vergl. Ed. Weber, Art.: *Muskelbewegung* in Wagner's *Hdwrtrb.* Bd. III. 2, pag. 3.

PHYSIOLOGISCHE OPTIK.

§. 227.

Allgemeine Skizze. Das Auge gleicht in der Einrichtung und Wirkung seines optischen Apparates vollkommen einer sogenannten *camera obscura*. Wie in dieser die vordere Objectivlinse von einem vor ihr befindlichen leuchtenden Gegenstand im Hintergrunde der Kammer auf eine matte Glastafel, oder die empfängliche Collodiumplatte des Photographen ein verkleinertes verkehrtes Bild entwirft, so entwirft das an der Stelle einer einfachen Linse im Auge vorhandene complicirte System brechender Medien ein verkleinertes verkehrtes Bild eines vor dem Auge befindlichen Objectes, von welchem aus Lichtwellen durch das Diaphragma der Iris dringen, auf die den Hintergrund des Auges austapezierenden Parthien der Retina. Wir können dieses verkleinerte verkehrte Bild direct auf verschiedenen Wegen wahrnehmen. Bricht man bei einem eben getödteten weissen Kaninchen, dessen Augenhäute des Pigmentmangels in der Chorioidea wegen gegen das Licht gehalten ziemlich durchsichtig sind, von hinten her die Augenhöhle auf, und richtet das Auge gegen das Fenster oder gegen eine Kerzenflamme, so sieht man auf der hinteren Wand des Bulbus das kleine Netzhautbildchen des Fensterkreuzes oder der Kerzenflamme mit nach unten gerichteter Spitze deutlich durch die Sclerotica und Gefässhaut durchschimmern. Im Auge des lebenden Menschen können wir das Netzhautbild vermittelst des zuerst von Helmholtz erfundenen Instrumentes, des Augenspiegels, genau beobachten; wir kommen auf dieses Instrument und das Princip, nach welchem dasselbe und die zahlreichen Modificationen construirt sind, später zurück. Noch eine andere Methode, das Netzhautbild im lebenden menschlichen Auge zu beobachten, hat Volkmann angegeben. Lässt man einen Menschen mit stark vorspringenden Augen, deren Sclerotica dünn und durchscheinend ist, daher bläulich weiss erscheint, die Augen möglichst stark nach aussen wenden, und bringt wiederum nach aussen unter einem Winkel von 80—85° eine Kerzenflamme an, so sieht man das verkehrte Flammenbild in der Gegend des inneren Augenwinkels durch die Sclerotica durchschimmern. Dieses kleine Bildchen nun ist es, welches wir sehen, nicht, wie man gewöhnlich sich ausdrückt, das äussere Object, welches die zum Bilde wieder vereinigten Lichtstrahlen in's Auge sendet; aus diesem kleinen flächenhaften Bilde construirt sich

die Vorstellung der räumlichen Verhältnisse der Dinge in der Aussenwelt. Die Physik lehrt, auf welche Weise das Bild im Hintergrunde der *camera obscura* zu Stande kommt; ganz ebenso entsteht das Netzhautbild. Wir müssen uns das äussere Object in eine beliebige Anzahl leuchtender Punkte, die wie die Steinchen einer Mosaik in regelmässiger Anordnung nebeneinander stehen, zerlegt denken. Von jedem dieser leuchtenden Punkte geht eine kugelförmige Lichtwelle, oder Lichtstrahlen nach allen Seiten hin aus; befindet sich das Auge dem Punkte gegenüber, so tritt in dasselbe ein kegelförmiger Ausschnitt der Strahlenkugel, ein Büschel vom leuchtenden Punkte aus divergirender Strahlen; bei dem Uebergang dieser Strahlen auf die durchsichtigen Medien des Auges wird ihre Richtung in der Weise verändert, dass aus dem divergirenden Strahlenconus ein convergirender wird, alle eingetretenen Strahlen sich wieder in einem Punkte auf der Netzhaut vereinigen, wie sie von einem Punkte ausgegangen sind. Dieser Vereinigungspunkt entspricht dem leuchtenden Punkte des Objectes, repräsentirt denselben im Netzhautbilde. Auf gleiche Weise bildet sich nun von jedem leuchtenden Punkte des Objectes ein Lichtpunkt auf der Netzhaut, und zwar liegen die letzteren genau in derselben relativen Ordnung zu einander, wie die entsprechenden Punkte des Objectes, so dass, wenn die Punkte *a b c* des Objectes eine gerade Linie bilden, auch die Lichtpunkte der Netzhaut *a′b′c′* eine solche bilden, wenn *a* von *b* und *b* von *c* gleich weit abstehen, auch die Distanzen *a′ b′* und *b′ c′* gleich sind. Kurz es bildet sich auf der Netzhaut eine Mosaik von Lichtpunkten, welche in ihrer Form und der relativen Lage der einzelnen punktförmigen Elemente, so wie in der Farbe und Helligkeit derselben genau der Mosaik des leuchtenden Objectes entspricht, ein Bild desselben darstellt. Nur zwei wesentliche Verschiedenheiten zeigt das Bild gegen das Object, wie leicht an jeder *camera obscura* zu beobachten ist, sich aber auch aus der beifolgenden schematischen Figur ergiebt. Erstens ist bei allen möglichen Entfernungen des Objectes vom Auge von einer gewissen Nähe an das Bild kleiner als das Object selbst, und zwar ist die Differenz der absoluten Grössen beider um so



beträchtlicher, je grösser der Abstand des Objectes vom Auge; zweitens ist das Bild, wie wir schon bemerkt, ein verkehrtes, die oberen Punkte des Objectes sind im Bilde die unteren, die rechten des ersteren im Bilde die linken und umgedreht.

Von dem Pfeil *a b c* entsteht im Hintergrunde des Auges ein umgekehrtes kleines Bild *a′ b′ c′* auf die eben angedeutete Weise. Wie eine einfache Linse in der *camera obscura* ein solches Bild entwirft, die Gesetze der Lichtbrechung durch eine solche setzen wir aus der Physik als

vollkommen bekannt voraus. Wie im Auge das Bild entsteht, den Gang der Lichtstrahlen durch das complicirte dioptrische System des Auges werden wir im Folgenden speciell erörtern. Wir bemerken im Voraus, dass der Weg eines Strahles (der nicht in der Sehachse in's Auge tritt) von der vorderen Fläche der Hornhaut an bis zu seiner Ankunft auf der Netzhaut ein sehr vielfach gebogener ist, indem derselbe nicht allein bei seinem Uebergang aus der Luft in die Hornhaut, aus der Hornhaut in das Kammerwasser, aus diesem in die Linse, aus der Linse in den Glaskörper der Dichtigkeitsdifferenz der aneinander gränzenden Medien entsprechend, abgelenkt wird, sondern ausserdem in der Krystalllinse, welche aus einer unendlich grossen Anzahl Schichten von verschiedenem Brechungsvermögen zusammengesetzt ist, entsprechend oft, wenn auch jedesmal in unendlich geringem Grade seinen Weg ändert. Dieser mannigfachen Ablenkungen wegen, welche für einen gegebenen Strahl zu verfolgen, mit beträchtlichen Schwierigkeiten verknüpft ist, hat man auf dem Wege der Rechnung ein einfaches Constructionsverfahren gefunden, mittelst dessen man genau den definitiven Gang jedes Strahles im Glaskörper, nachdem er alle brechenden Uebergänge passirt hat, erfährt.

Es wird ferner unsere Aufgabe sein, zu erörtern, auf welche Weise zwei bekannte Fehler dioptrischer Apparate, die sphärische und die chromatische Aberration, deren Erscheinung und Ursachen aus der Physik bekannt sind, in unserem Auge mehr weniger vollkommen eliminirt sind.

Der Vergleich des Auges mit der *camera obscura* führt uns noch zu einem wichtigen Punkte. Bei jedem Linsensystem wechselt der Abstand des Vereinigungspunktes der Strahlen, also des Bildes eines leuchtenden Punktes von der hinteren Linsenfläche mit der Entfernung des leuchtenden Punktes von der vorderen Linsenfläche, so zwar, dass mit jeder Näherung des Objectes an die Linse sein Bild weiter zurückrückt und umgedreht. Haben wir einen beliebigen Gegenstand auf der matten Glastafel der *camera obscura* scharf eingestellt, so erscheint ebensowohl ein weiter von dem Objectiv entfernter als ein demselben näherer Gegenstand undeutlich, mit verwaschenen Umrissen; wollen wir ersteren deutlich sehen, so müssen wir die Glastafel näher an das Objectiv heranschrauben, wollen wir den näheren deutlich einstellen, sie weiter vom Objectiv entfernen. Mehrere Objecte können immer nur gleich deutlich erscheinen, wenn sie gleichweit von der vorderen Linsenfläche entfernt sind. Wir brauchen hier nicht zu erörtern, in welchem Verhältniss die Grösse der Verschiebung der Glastafel zur Differenz der Entfernungen zweier Objecte vom Objectiv, die wir nacheinander scharf einstellen, steht; wir werden unten sehen, welche verhältnissmässig unendlich kleine Verschiebung der auffangenden Netzhautfläche im Auge erforderlich wäre, um hintereinander das Bild eines unendlich entfernten und das eines nur 8 Zoll von der Hornhaut abstehenden Objectes deutlich und scharf auf ihre Fläche fallen zu lassen. Dass aber bei dem Linsensystem des Auges, ebenso wie bei der einfachen Linse, der Vereinigungspunkt der Strahlen mit der Entfernung des Objectes seinen Ort verändert, ist leicht direct zu beobachten und durch Versuche zu beweisen, obwohl in

früherer Zeit einige Physiologen auf ungenaue Beobachtungen und falsche theoretische Voraussetzungen hin dem Auge das Vermögen zusprachen, aus allen möglichen Entfernungen kommende Strahlen gleich vollkommen auf der Retina zu vereinigen, ohne dass eine Veränderung in demselben vor sich ginge. Wir werden unten die schlagendsten Beweise dafür beibringen, dass niemals gleichzeitig zwei in verschiedenen Entfernungen vom Auge gelegene Objecte gleich scharf auf der Retina sich abbilden, dass aber das Auge die Fähigkeit hat, sich für jede beliebige Entfernung des leuchtenden Objectes einzurichten, zu accommodiren. Hier nur so viel, dass den directesten Beweis der Augenspiegel liefert, welcher uns die Netzhautbilder selbst zeigt, stets, wenn das eines bestimmten Objectes scharf ist, die aller näheren oder ferneren verwaschen, stets dasjenige scharf, auf welches der Blick gerichtet, das Auge willkührlich eingerichtet ist. *A priori* ist leicht ersichtlich, dass dem Auge mehrere Wege zu Gebote stehen, um jedesmal bei Betrachtung naher oder ferner Objecte das Bild genau in die Netzhautfläche zu bringen. Entweder kann man sich vorstellen, dass, wie bei der *camera obscura*, eine Verschiebung der auffangenden Netzhautfläche gegen die Krystalllinse stattfinde, nach vorn, wenn das Auge auf fernere, nach hinten, wenn es auf nähere Objecte eingestellt werden soll, dass diese Verschiebung nach hinten, welche bei der Continuität des ganzen Augapfels natürlich nicht separat geschehen kann, vielleicht durch seitlichen Druck auf den Augapfel mittelst der Augenmuskeln und dadurch bewirkte Verlängerung der Augenachse, die Verschiebung nach vorn durch Nachlassen dieses Druckes geschehen könnte. Oder man kann sich vorstellen, dass bei unveränderter Form des Augapfels die Linse verschoben, der Hornhaut näher oder ferner gerückt wird, je nachdem das Auge für nähere oder fernere Objecte accommodirt werden soll, oder endlich, dass die Form der brechenden Flächen, die Krümmung der Hornhaut oder der Linse verändert wird, vermehrt bei Betrachtung naher, verringert bei Betrachtung ferner Objecte. Welches von diesen verschiedenen möglichen Mitteln in Wirklichkeit zur Accommodation des Auges für verschiedene Entfernungen verwendet wird, sowie die physiologischen Kräfte, welche diese Einrichtung besorgen, werden wir ebenfalls einer speciellen Erörterung zu unterwerfen haben.

§. 228.

Optische Eigenschaften der einzelnen dioptrischen Theile des Auges. Die durch die Luft fortgepflanzten Lichtwellen treffen bei ihrem Uebergange in das Auge zuerst die nach aussen gekrümmte Hornhaut, und werden von derselben den Brechungsgesetzen gemäss abgelenkt. Bekanntermaassen kommen zwei Momente in Betracht, wenn wir genau den Einfluss der Cornea auf den Gang der Lichtstrahlen erfahren wollen, einmal die Dichtigkeit und der aus dieser resultirende Brechungsexponent ihrer Substanz, zweitens die Gestalt ihrer Oberflächen, das Gesetz, nach welchem dieselben gekrümmt sind. Der

Brechungsexponent der Hornhaut (die Luft = 1) beträgt nach CHOSSAT's Bestimmungen 1,33; demgemäss müssen die aus der Luft in die Hornhaut übertretenden und nicht senkrecht auf letztere treffenden Strahlen beträchtlich von ihrem Wege abgelenkt, dem Einfallslothe zugebrochen werden. Da die Dichtigkeitsdifferenz zwischen Luft und Hornhaut beträchtlich grösser ist, als irgend eine zwischen je zwei der folgenden aneinandergränzenden brechenden Medien im Auge selbst, ist die Ablenkung beim Eintritt in die Hornhaut auch die grösste, welche ein Lichtstrahl überhaupt auf seinem Wege bis zur Retina erleidet. Zweifelhaft muss hierbei bleiben, ob die gesammte Ablenkungsgrösse des Strahles in der Cornea lediglich dem Brechungsvermögen der Substanz, aus welcher sie besteht, oder, was wahrscheinlicher ist, zum Theil den mannigfachen gekrümmten Berührungsflächen der einzelnen Faserschichten, aus denen sie besteht, zuzuschreiben ist. Eine genaue Bestimmung der Form der Hornhautflächen ist mit grossen Schwierigkeiten verknüpft; bevor man subtiler derartige Bestimmungen auszuführen gelernt hatte, betrachtete man die Hornhaut allgemein als von concentrischen Kugelflächen nach aussen und innen begränzt. KRAUSE [1] machte zuerst den Versuch einer genaueren Bestimmung durch Messungen unter dem Mikroskop, und fand die vordere Hornhautfläche allerdings sphärisch, die hintere dagegen parabolisch gekrümmt, allein auch KRAUSE's Beobachtungsmethode verdient kein unbedingtes Vertrauen auf ihre Genauigkeit. Zuverlässiger erscheinen die Bestimmungen von SENFF, [2] welche auf Messungen von Spiegelbildern der Hornhaut beruhen. Nach ihm ist die vordere Hornhautfläche sowohl in horizontaler, als in verticaler Richtung nach einer Ellipse gekrümmt, und zwar sind erstens diese beiden Ellipsen nicht gleich, indem die halbe Ellipsenachse in horizontaler Richtung beträchtlicher als in verticaler, der Krümmungshalbmesser im Scheitel für die horizontale Ellipse etwas grösser als für die verticale ist. Zweitens treffen die Scheitel der Ellipsen nicht mit dem vorderen Endpunkte der idealen optischen Achse des Auges, d. h. der geraden Verbindungslinie der Krümmungsmittelpunkte sämmtlicher hintereinander liegender als sphärisch vorausgesetzter brechender Flächen im Auge, zusammen. Nach SENFF weicht der Scheitel der verticalen Ellipse um $3^{0},6$ nach unten, derjenige der horizontalen Ellipse um $2^{0},9$ nach aussen vom Endpunkte der Augenachse ab. Die absoluten Grössen der hier in Betracht kommenden Werthe sind ferner bei verschiedenen Individuen verschieden. [3]

Aus der Hornhaut gelangt der Lichtstrahl in den *humor aqueus* der Augenkammer; es kommt bei diesem Uebergange wiederum die Gestalt der Gränzfläche, d. i. also der noch nicht genauer bestimmten Hornhautfläche und der Brechungsindex der wässerigen Feuchtigkeit in Betracht. Letzterer beträgt, die Luft = 1 gesetzt, nach Bestimmungen von BREWSTER und CHOSSAT : 1,337, ist also nur sehr wenig grösser als der der Hornhaut, so dass er auch eine Ablenkung bedingt, die ohne grossen Fehler gänzlich ausser Acht gelassen werden kann.

Aus der Hornhaut treten die Lichtstrahlen in die Krystalllinse ein, und dieses Organ hat entschieden den wichtigsten Einfluss auf den Gang der Lichtstrahlen im Innern des Auges. Was zunächst die Form der Krystalllinse betrifft, so zeigt sich auf den ersten Blick, dass die Krümmung ihrer vorderen und hinteren Oberfläche beträchtlich verschieden, letztere weit stärker als erstere gekrümmt ist. Auch die Linsenflächen sind nicht sphärisch; nach Krause's Messung ist die vordere Linsenfläche in horizontaler Richtung nach einer Ellipse gekrümmt, deren grosse Achse 4—4,1''', deren kleine Achse 1,66—2,25''' misst, die hintere Fläche nach einer Parabel von 3,8 — 5''' Parameter. Was das Brechungsvermögen der Linse betrifft, so gestalten sich die Verhältnisse hier complicirter, als bei einer homogenen Flüssigkeit, wie die wässerige Augenfeuchtigkeit. Die Linse besteht aus einer grossen Anzahl concentrisch ineinander geschachtelter Schichten, indem wir jede Lage von Linsenröhren als eine solche Schicht betrachten müssen; der Brechungscoefficient dieser einzelnen Schichten ist ein verschiedener, und zwar in der Art, dass die mittleren das Licht stärker als die peripherischen brechen, am stärksten der Linsenkern. Bei der grossen Anzahl von Schichten haben wir uns daher den Brechungscoefficient als stetig von der Peripherie nach der Mitte zunehmend vorzustellen. In welchem Verhältniss das Brechungsvermögen jener Ausfüllungsmasse, welche wir in dem sternförmigen Raume zwischen den Faserenden fanden, zu dem der Linsenröhren selbst steht, ist nicht ermittelt. Es kann daher begreiflicher Weise von einem bestimmten Brechungscoefficienten der Linsensubstanz keine Rede sein; es lässt sich leicht zeigen, dass die empirisch gefundenen Werthe zum Theil auf Rechnung der Schichtung kommen. Brewster und Chossat[1] bestimmten den Brechungsexponenten der verschiedenen Schichten einer Linse und fanden folgende Werthe:

	Brewster	Chossat
Aeussere Schicht	1,3767	1,358
Mittlere Schicht . . .	1,3786	1,395
Linsenkern	1,3999	1,420.

Young fand für den Linsenkern sogar: 1,485, Senff: 1,453; Young war es zugleich, der nachwies, dass das Brechungsvermögen der Gesammtlinse nicht etwa einem mittleren Werthe aus den für die einzelnen Schichten gefundenen Coefficienten entspricht, sondern noch grösser ist, als das des dichtesten Linsentheiles, des Linsenkernes, und leitete dies aus dem geschichteten Bau theoretisch ab. Dem entsprechend fand Senff an einer ganzen Ochsenlinse den Brechungscoefficienten = 1,539, während der des Kernes derselben nur 1,453 betrug.

Vergleicht man die angegebenen Werthe mit den für Hornhaut und wässerige Feuchtigkeit gefundenen, so sieht man, dass bereits das Brechungsvermögen des *humor aqueus* um ein Geringes grösser ist, als das der Hornhaut, das der Gesammtlinse aber beträchtlich grösser als das des *humor aqueus*, wenn auch die Dichtigkeitsdifferenz zwischen den beiden

letzten Medien bei Weitem noch nicht der zwischen Luft und Cornea gefundenen gleichkommt. Es folgt demnach hieraus, dass der Strahl bei seinem Fortschreiten durch die Medien des Auges zwar weiter und weiter abgelenkt, dem Einfallslothe zugebrochen wird, dass aber der Ablenkungswinkel eine wechselnde Grösse zeigt, am grössten an der vorderen Hornhautfläche, am kleinsten beim Eintritt in's Kammerwasser, wieder grösser beim Eintritt in die Linse ist. In der Linse selbst haben wir uns denselben bis zum Kern wachsend, jenseits aber wieder abnehmend vorzustellen. Auf absolute Genauigkeit können die empirisch gefundenen Werthe keinen Anspruch machen, schon darum nicht, weil während der Bestimmung des Brechungscoefficienten derselbe durch Verdunstung der Flüssigkeit in und zwischen den Linsenröhren zunehmen kann; sicher ist auch das Brechungsvermögen nicht allein bei den Linsen verschiedener Thiere, sondern auch verschiedener Individuen nicht unbeträchtlich verschieden.[5]

Das letzte Medium, welches der Lichtstrahl zu durchlaufen hat, ehe er an seinem Bestimmungsort, der Retina anlangt, ist die Glasfeuchtigkeit, *corpus vitreum*. Mit grösster Wahrscheinlichkeit können wir jetzt den Glaskörper als homogenes Medium in optischer Beziehung auffassen, den empirisch für ihn gefundenen Brechungscoefficienten 1,339 (Brewster und Chossat) als den seiner Substanz, der Flüssigkeit selbst, betrachten; während, wenn sich der früher mehrfach behauptete geschichtete Bau desselben bestätigt hätte, offenbar wie in der Linse auch die krummen Berührungsflächen hätten ablenkend wirken müssen. Dass Lichtstrahlen, welche auf die zerstreut im Glaskörper vorhandenen morphologischen Elemente, jene Zellen, die wir oben beschrieben haben, treffen, eine geringe Ablenkung erfahren, versteht sich von selbst, es wird dieselbe indessen von keinem irgend in Betracht kommenden Einfluss auf den Gang der Strahlen überhaupt sein.

Der Brechungscoefficient des Glaskörpers ist demnach dem des *humor aqueus* und dem der Hornhaut nahezu gleich, geringer als der der Linse; es wird also der Glaskörper den aus der Linse kommenden Strahl um etwas vom Lothe ablenken. Die Form der Oberfläche des Glaskörpers, welche natürlich den Gang des Lichtstrahls bestimmt, ist die der hinteren Linsenfläche, also eine stark concave, jedoch nicht sphärisch, sondern parabolisch gekrümmte; da *humor aqueus* und Glaskörper fast ganz gleiches Brechungsvermögen haben, können wir die Linse als vorn und hinten von optisch gleichartigen Medien umgeben annehmen.

Eine wichtige das ganze dioptrische System des Auges betreffende Thatsache ist folgende. Während in den künstlichen optischen Instrumenten, z. B. in unseren Mikroskopen, alle Mühe darauf verwendet wird, die einzelnen Linsen genau zu centriren, d. h. so zu fassen, dass die Verbindungslinie der Krümmungsmittelpunkte aller eine gerade Linie bildet, finden wir im Auge die einzelnen Krümmungsmittelpunkte der Cornea- und Linsenflächen nicht auf gerader Linie hintereinander liegend (Krause). Ist diese Angabe richtig, so giebt es auch in unserem Auge

keine wirkliche optische Achse, d. h. keine Linie, in welcher ein Strahl vollkommen ungebrochen durch das ganze dioptrische System hindurchginge, wie aus den bekannten optischen Gesetzen hervorgeht.

In Folge ihres geschichteten Baues hat die Krystalllinse, vielleicht auch die Cornea, die Eigenschaft, wie ein System übereinander geschichteter Glasplatten, die Schwingungsebene der einzelnen Aethertheilchen parallel zu machen, d. h. das Licht zu polarisiren. Erlach,[6] welcher ausserordentlich sorgfältige Untersuchungen über das Verhalten organischer Gewebselemente im polarisirten Lichte angestellt hat, fand, dass eine frische Kalbslinse zwischen zwei übereinander drehbare Kalkspathprismen gebracht, sowohl bei paralleler Stellung als bei rechtwinkliger Kreuzung der Polarisationsebenen der durch jedes Prisma gehenden Strahlen, genau diejenigen Figuren zeigte, welche die Theorie für ein nach Art der Krystalllinse geschichtetes Plattensystem verlangt. Aus diesem Verhalten der Linse erklärt Erlach auch das Phänomen der sogenannten Haidinger'schen Lichtbüschel, welche von manchen Personen bei Betrachtung des grauen Himmels durch ein Nichol'sches Prisma gesehen werden, und welche in ihrer Form den Figuren, welche die Linse zwischen den Kalkspathprismen giebt, conform sind.

[1] Krause, Poggendorf's *Annal.* 1836, Bd. XXXIX. pag. 529. — [2] Vergl. Volkmann, Art.: *Sehen* in R. Wagner's *Hdwrtrb. d. Phys.* Bd. III. 1. Abth. pag. 270. — [3] Bereits Herschel hatte gefunden, dass der Scheitel der Ellipse der Hornhaut nicht in dem vorderen Ende der Sehachse, sondern seitlich davon nach innen liege. Dass die brechenden Flächen des Auges nicht nach allen Richtungen gleich, sondern in horizontaler Richtung anders als in verticaler gekrümmt sein müssen, hatte bereits Sturm auf indirectem Wege geschlossen, Ad. Fick kam zu demselben Resultat bei der Erklärung eines optischen Phänomens. Aus der Thatsache, dass ein liegender (horizontaler) weisser Streifen auf schwarzem Grunde breiter erscheint, als ein gleichbreiter stehender (verticaler), ein helles Quadrat auf dunklem Grunde daher als aufrecht stehendes Oblongum, folgert er, dass die brechenden Flächen nicht Kugelsegmente seien, sondern der Krümmungshalbmesser des verticalen Achsenschnittes kleiner als der des horizontalen sei. Bei dieser Verschiedenheit müssten nach Fick die Brennpunkte der von horizontalen Linien kommenden Strahlen hinter die Brennpunkte der von verticalen Linien kommenden fallen; das Auge accommodire sich aber unwillkührlich für die horizontale Linie, so dass deren Brennpunkte gerade auf die empfindende Netzhautfläche fielen, mithin bilden die Strahlen der verticalen Linie Zerstreuungskreise auf der Netzhaut, welche jenes Phänomen erklären. Gegen diese Erklärung spricht die Thatsache, dass bei Beobachtung dunkler Streifen auf weissem Grunde die Erscheinung sich nicht umkehrt, sondern hier ebenfalls der horizontale Streifen breiter als der verticale erscheint; wenn man nicht mit Fick annehmen will, dass bei Betrachtung dunkler Objecte auf weissem Grunde das Auge sich für die verticalen Linien accommodire. Welcker (*über Irradiation und einige andere Erscheinungen des Sehens*, Giessen 1852, pag. 31) wendet gegen Fick's Theorie ein, dass die Erscheinung überhaupt nicht eintrete, wenn das Auge auf die Figuren accommodirt sei. Ad. Fick, *Erörterung eines physiologisch-optischen Phänomens*, Henle u. Pfeufer's *Ztschr.* N. F. Bd. II. pag. 83. — [4] Vergl. Volkmann a. a. O. pag. 282. — [5] Thomas, *Beitr. zur Kenntniss der Structur der Krystalllinse in den Augen der Wirbelthiere, Prag. Vrtljahrsschr.* 1854, Bd. I. Beilage, hat an polirten Schliffen getrockneter Linsen eigenthümliche Zeichnungen wahrgenommen, die mit dem bekannten lamellösen Bau der Linse noch nicht in Einklang zu bringen sind. Er fand mehrere Systeme concentrischer Curven und entsprechende Mittelpunkte. Ob der Bau der Linse zu dem Zwecke ein geschichteter ist, um das Brechungsvermögen zu erhöhen, ist sehr fraglich; es hätte sich ein stärkerer Brechungscoefficient auf einfacherem Wege erzielen lassen; wir werden unten einen anderen wichtigen Nutzen der Linsenschichtung kennen lernen. Listing erklärt die Nothwendigkeit, dass die geschichtete Linse ein stärkeres Brechungsvermögen als der Kern hat, auf folgende Weise: „Die von aussen nach innen an Brech-

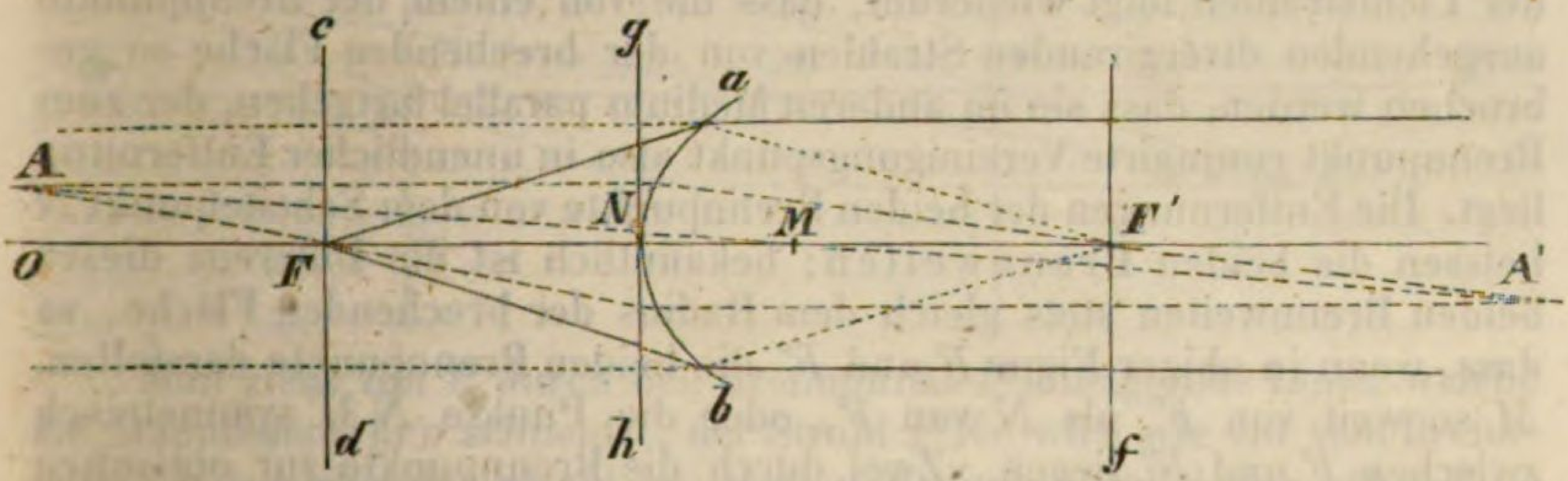
kraft zunehmenden Schichten ertheilen dem durchgehenden Strahl, wie die Atmosphäre dem Strahl eines Sternes, eine krummlinige Trajectorie, deren Sehne zwischen den Endpunkten beiderseits mit den in die Linse verlängerten Wegen des Strahles vor und hinter der Linse grössere Winkel bildet, als die in ihren Endpunkten an die Curven gelegten Tangenten. Durch die Annahme eines statt der ungleich stark brechenden Linse zu substituirenden homogenen Mediums wird die Trajectorie durch ihre Sehne ersetzt, und dadurch die in ihrem Verlauf bewirkte allmälige Richtungsänderung lediglich an ihre beiden Endpunkte, d. i. an die Gränzflächen der Linse verlegt, woraus die Nothwendigkeit der Erhöhung des Brechungsindex einleuchtet." — [6] Erlach, *Mikroskop. Beob. über organ. Elementartheile bei polarisirtem Lichte*, Mueller's *Arch.* 1837, pag. 313 (334) *Taf.* XVII, *Fig.* 16 u. 17.

§. 229.

Gang der Lichtstrahlen im Auge, Dioptrik des Auges. Es ist die wichtigste Aufgabe der physiologischen Optik, die Entstehung eines Bildes im Auge mathematisch nachzuweisen, die von einem leuchtenden Object ausgehenden Strahlenbüschel durch das gesammte dioptrische System in allen ihren Ablenkungen zu verfolgen, auf mathematischem Wege den Vereinigungspunkt der von je einem Punkt ausgegangenen Strahlen zu bestimmen, und auf diese Weise das ganze Bild in seiner nothwendigen Grösse, Lage und Entfernung zu construiren. So einfach die Lösung dieser Aufgabe ist, wenn wir es mit einer einfachen homogenen sphärischen Linse zu thun haben, so unüberwindliche Schwierigkeit bietet dieselbe für den complicirten dioptrischen Apparat des Auges, Schwierigkeiten, die sich leicht aus dem vorhergehenden Paragraphen ersehen lassen. Es fehlen hierzu durchaus noch die hinreichend genauen Unterlagen. Wir haben gesehen, dass die Gränzflächen der einzelnen Medien keine sphärischen, sondern in ihren verticalen und horizontalen Hauptschnitten nach verschiedenen Ellipsen oder Parabeln gekrümmt sind, haben aber auch gesehen, dass Form und Grösse dieser Krümmungen durchaus noch nicht exact bestimmt sind; wir haben ferner gesehen, dass die Mittelpunkte der Krümmungen nicht auf einer geraden Linie liegen; ferner, dass die Angaben verschiedener Autoren über die Grösse des Brechungsvermögens der einzelnen Theile abweichend lauten, dass es namentlich in der Linse eine Unmöglichkeit sein würde, einen Strahl in seinen allmäligen Ablenkungen durch die ungezählten verschieden stark brechenden Schichten direct zu verfolgen. Da es sich nun für die Physiologie hauptsächlich darum handelt, den Weg mit Bestimmtheit zu kennen, den jeder beliebige auf die vordere Hornhautfläche auffallende Strahl nach Erleidung aller Brechungen endlich im Glaskörper erhält, so hat man seit langer Zeit auf dem Wege der Rechnung ein Verfahren zu finden gesucht, mittelst dessen man diesen definitiven Gang jedes Lichtstrahles ohne merklichen Fehler construiren kann. Diese Aufgabe ist in einer für die praktischen Zwecke vorläufig vollkommen genügenden Weise zuerst von Listing [1] auf Grund der dioptrischen Arbeiten von Gauss [2] gelöst worden; das Listing'sche Verfahren setzt uns in den Stand, für ein von Listing aus den verschiedenen Ergebnissen der directen Messungen und Bestimmungen der Maass- und

Brechungsverhältnisse verschiedener Augen abgeleitetes „mittleres oder schematisches Auge“ den definitiven Gang jedes gegebenen Strahles im Glaskörper, und den zu jedem gegebenen Objectivpunkt gehörigen Vereinigungspunkt der Strahlen, also die Lage des Bildes mit approximativer Richtigkeit zu construiren. Wir müssen den Weg, auf welchem Listing zu diesem Verfahren gelangt ist, hier ganz kurz andeuten.

Listing geht aus von der Brechung an einer sphärischen Fläche, welche zwei Mittel von verschiedener Dichte, aber bekanntem Brechungsverhältniss trennt. Will man für diesen einfachen Fall durch Construction zu jedem beliebigen einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen und für jeden Objectivpunkt den Bildpunkt im anderen Medium finden, so geschieht dies auf folgende Weise. Ist *ab* in beifolgender Figur die sphärische Gränzfläche der beiden Medien, von denen, da uns

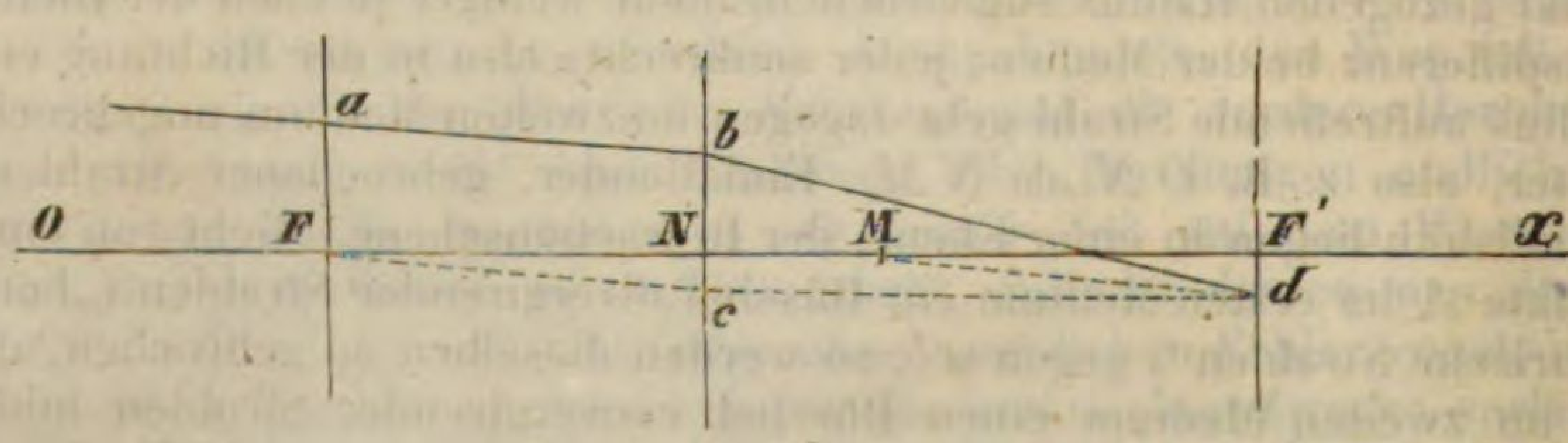


dieser Fall hier nur interessirt, das dünnere auf der convexen, das dichtere auf der concaven Seite liegen mag, das System der beiden Medien also ein collectives ist, so hat man folgende Punkte, Linien und Ebenen auf bekanntem Wege zu bestimmen: M ist der Krümmungsmittelpunkt der Fläche ab, MN der Krümmungshalbmesser, die Verlängerung dieses durch den Scheitel der Krümmung N gehenden Radius die optische Achse MO. Nach bekannten dioptrischen Gesetzen, an die wir hier nur beiläufig erinnern, wird nun jeder aus dem dünneren Medium kommende, die Fläche ab nicht senkrecht treffende Strahl im zweiten Medium dem Einfallslothe, das ist der Verlängerung des zum Einfallspunkt gezogenen Radius zugebrochen, mehr weniger je nach der Dichtigkeitsdifferenz beider Medien; jeder senkrecht, also in der Richtung eines Radius auftreffende Strahl geht dagegen im zweiten Medium ungebrochen weiter, also z. B. ON als NM. Einfallender, gebrochener Strahl und Einfallsloth liegen in einer Ebene, der Refractionsebene. Geht von einem Punkte A im ersten Medium ein Büschel divergirender Strahlen („homocentrische Strahlen“) gegen ab, so werden dieselben so gebrochen, dass sie im zweiten Medium einen Büschel convergirender Strahlen bilden, die wiederum homocentrisch sind, d. h. sich alle in einem Punkte A' dem Vereinigungspunkt oder Sammelpunkt schneiden. Umgedreht müssen nothwendig von A' ausgehende homocentrische Strahlen jenseits ab sich in A schneiden. A und A' heissen daher „conjugirte Ver-

einigungspunkte". Von den divergirenden Strahlen geht derjenige, welcher senkrecht $a\,b$ trifft, ungebrochen, also in der Richtung des Radius durch M weiter, der Vereinigungspunkt muss also auf der Verlängerung einer vom Objectpunkt durch M gezogenen Linie liegen. Diese Linie führt den Namen der Richtungslinie, und der Punkt M, in welchem die Richtungslinien aller Objectpunkte sich kreuzen, den Namen des Kreuzungs- oder Knotenpunktes der Richtungslinien. Zwei weitere zu bestimmende Punkte sind die beiden Brennpunkte des Systems der beiden Medien. Man bezeichnet bekanntlich als Brennpunkt den Vereinigungspunkt derjenigen homocentrischen Strahlen, deren Ausgangspunkt in unendlicher Ferne von $a\,b$ auf der optischen Achse liegt, welche also parallel die brechende Fläche treffen. In jedem der beiden Medien existirt ein solcher Brennpunkt für die im anderen Medium parallel gegen $a\,b$ treffenden Strahlen. Nach dem Gesetz der Revertibilität der Lichtstrahlen folgt wiederum, dass die von einem der Brennpunkte ausgehenden divergirenden Strahlen von der brechenden Fläche so gebrochen werden, dass sie im anderen Medium parallel fortgehen, der zum Brennpunkt conjugirte Vereinigungspunkt also in unendlicher Entfernung liegt. Die Entfernungen der beiden Brennpunkte von dem Scheitelpunkt N heissen die beiden Brennweiten; bekanntlich ist die Differenz dieser beiden Brennweiten stets gleich dem Radius der brechenden Fläche, so dass, wenn in obiger Figur F und F' die beiden Brennpunkte darstellen, M so weit von F' als N von F, oder die Punkte $N\,M$ symmetrisch zwischen F und F' liegen. Zwei durch die Brennpunkte zur optischen Achse senkrecht gelegte Ebenen ($c\,d$ und $e\,f$) heissen die Brennpunkts- oder Focalebenen. Endlich haben wir zum Behuf der Construction noch eine zur optischen Achse senkrechte Ebene ($g\,h$) durch den Scheitelpunkt der brechenden Fläche N zu legen, dieser Scheitelpunkt wird als Hauptpunkt, die durch ihn gelegte Ebene als Hauptebene bezeichnet.

Mit Hülfe dieser Data löst man nun die fraglichen Constructionsaufgaben auf folgende einfache Weise:

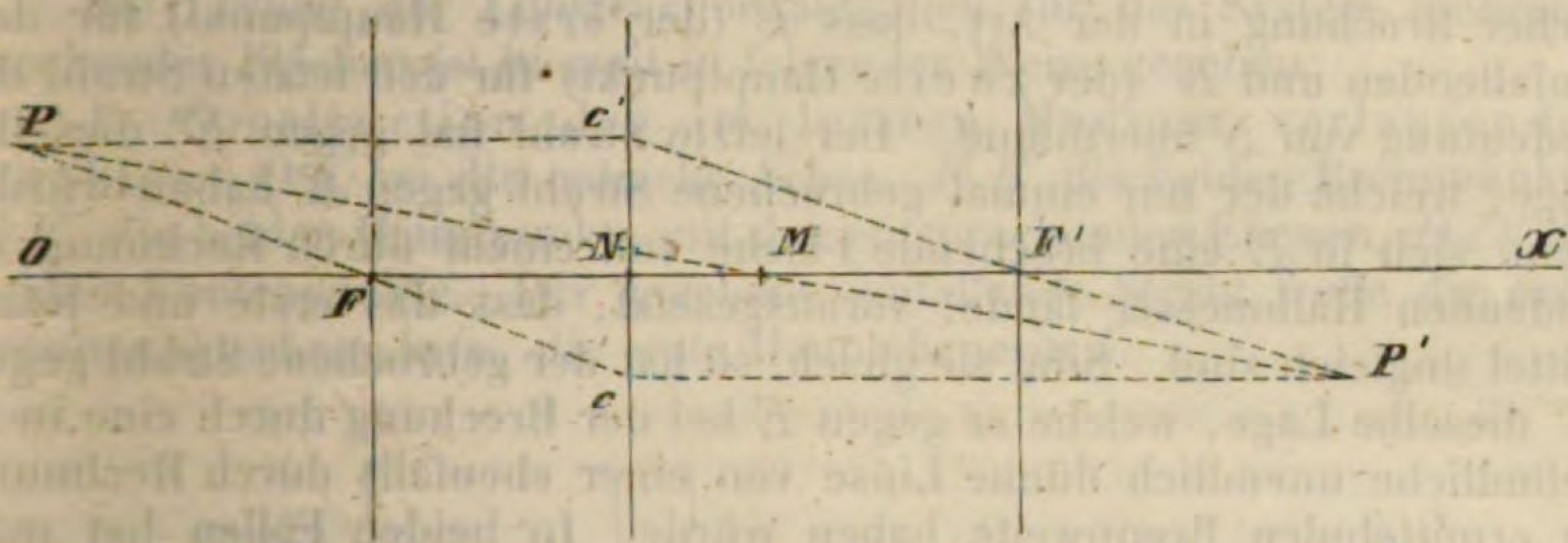
1) Will man zu einem gegebenen einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen finden bei einem collectiven System von zwei durch eine sphärische Fläche getrennten Medien, in welchem $O\,X$ die optische Achse, F der Brennpunkt des dünneren, F' der des dichteren Mediums,



M der Knotenpunkt und N der Hauptpunkt, die senkrechten durch F, N und F' gezogenen Linien die betreffenden Ebenen sind; der gegebene Strahl die vordere Focalebene in a, die Hauptebene in b schneidet, so

hat man zwei Wege. Entweder man zieht vom vorderen Brennpunkt F eine Parallele zu ab, welche die Hauptebene in c trifft; durch c zieht man eine der Achse parallele Linie, welche die hintere Focalebene in d schneidet; eine von d nach b gezogene gerade Linie stellt alsdann den Weg des gebrochenen Strahls dar. Oder man zieht vom Knotenpunkt M aus eine Parallele zu ab und findet d als Durchschnittspunkt dieser Linie mit der hinteren Focalebene; db ist wiederum der Weg des gebrochenen Strahles.

2) Will man zu dem Objectpunkt P den zugehörigen Bildpunkt P' finden, so verfährt man bei gleicher Bedeutung der Linien und Zeichen in beifolgender Figur folgendermaassen.



Man zieht von P durch den Brennpunkt F eine gerade Linie, welche die Hauptebene in c schneidet; der Strahl PFc wird wie ein vom Brennpunkt F ausgehender Strahl im zweiten Medium parallel der Achse fortgehen, man zieht also von c eine Parallele zur Achse. Zweitens zieht man von P eine Parallele zur Achse, welche die Hauptebene in c' schneidet, ein zur Achse paralleler Strahl muss aber im zweiten Medium nach dem Brennpunkt F' gehen. Wo die Verlängerung der Linie $c'F'$ die von c der Achse parallel gezogene Linie schneidet, ist der gesuchte Sammelpunkt P' der von P ausgehenden Strahlen, also der Bildpunkt von P. Statt Pc' und $c'F'$ kann man auch die Richtungslinie, d. i. eine von P durch den Knotenpunkt M gezogene Linie nehmen, und findet ebenso den Sammelpunkt P'.

Es fragt sich nun, ob sich ein entsprechendes einfaches Constructionsverfahren, wie wir es hier für die einmalige Brechung an einer sphärischen Fläche gefunden haben, auch für den Fall einer beliebig vielmaligen Brechung an einer beliebigen Anzahl hintereinander liegender sphärischer Flächen ermitteln lässt, durch das wir den Weg eines gegebenen Strahles nach der letzten Brechung construiren können. Ein solches Verfahren und die nöthigen Unterlagen zur Anwendung auf unser Auge verdanken wir eben Listing. Haben wir eine beliebige Anzahl hintereinander auf einer Achse liegender sphärischer Flächen, so lässt sich durch Gleichungen der Weg des Lichtstrahles nach jeder einzelnen Brechung ausdrücken, indem wir bestimmte Zeichen für die verschiedenen Scheitelpunkte N der verschiedenen Flächen, die verschiedenen Krümmungsmittelpunkte M und Krümmungshalbmesser, sowie für die verschiedenen Brechungsindices der durch

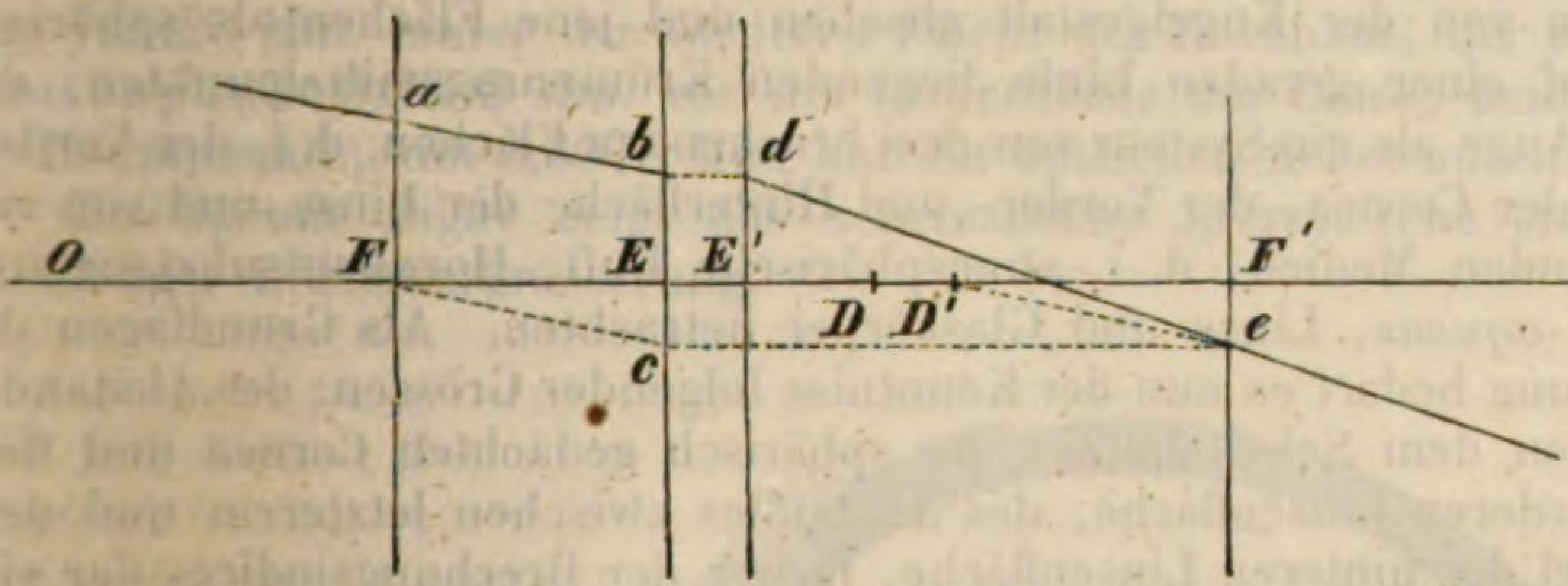
jene Flächen getrennten Medien einführen. Auf dem Wege der Rechnung nun, den wir hier nicht speciell verfolgen können, hat LISTING gezeigt, dass sich in jedem beliebigen System der Art für die Scheitelpunkte der einzelnen brechenden Flächen zwei Punkte substituiren lassen, denen man eine solche Stellung zu dem System der Flächen geben kann, dass die Relation des einfallenden Strahles und des letzten nach Erleidung aller Brechungen im letzten Medium verlaufenden eine einfache Gestalt und zugleich eine auffallende Analogie mit der Relation zwischen dem einfallenden und gebrochenen Strahl bei einmaliger Brechung annimmt. Diese beiden Punkte, die von GAUSS sogenannten Hauptpunkte, die wir E und E' nennen, vertreten die Stelle von N bei einfacher Brechung in der Art, dass E (der erste Hauptpunkt) für den einfallenden und E' (der zweite Hauptpunkt) für den letzten Strahl die Bedeutung von N übernimmt. Der letzte Strahl hat gegen E' dieselbe Lage, welche der nur einmal gebrochene Strahl gegen E haben würde, wenn sich in E eine brechende Fläche von einem durch Rechnung zu findenden Halbmesser fände, vorausgesetzt, dass das erste und letzte Mittel ungleich sind. Sind sie gleich, so hat der gebrochene Strahl gegen E' dieselbe Lage, welche er gegen E bei der Brechung durch eine in E befindliche unendlich dünne Linse von einer ebenfalls durch Rechnung zu ermittelnden Brennweite haben würde. In beiden Fällen hat man daher die für den ausfahrenden Strahl sich ergebende Linie nur um so viel der optischen Achse parallel zu verschieben, als die Entfernung der beiden Hauptpunkte von einander beträgt. Ebenso lassen sich nun für ein solches System die beiden Brennpunkte F und F' und ihre Lage durch Rechnung finden; F ist dann also derjenige vor der ersten brechenden Fläche auf der Achse gelegene Punkt, in welchem parallele Strahlen, welche im letzten Medium gegen die hinterste brechende Fläche laufen, vereinigt werden; F' liegt umgekehrt im hintersten Medium und vereinigt die parallel auf die vorderste Fläche treffenden Strahlen. Die Entfernung des ersten Brennpunkts F vom vorderen Hauptpunkt E heisst die erste Brennweite, die Entfernung $E'F'$ die zweite Brennweite. Durch die beiden Hauptpunkte und die beiden Brennpunkte senkrecht zur Achse gelegte Ebenen führen auch hier die Namen der beiden Hauptebenen und der beiden Focalebenen.

Sowie nun die beiden Hauptpunkte an die Stelle des einen Scheitel- oder Hauptpunktes N der einfachen brechenden Fläche getreten sind, so werden statt des einen Krümmungsmittelpunktes M für das System mehrerer Flächen zwei Punkte, Knotenpunkte, eingeführt. Diese beiden Knotenpunkte D und D' liegen so auf der optischen Achse, dass sie ebensoweit von einander abstehen als die Hauptpunkte von einander, hinter denen sie nach der Seite der grösseren Brennweite liegen, und zwar ist die Entfernung vom vorderen Knotenpunkt bis zum vorderen Hauptpunkt und ebenso vom hinteren Knotenpunkt zum hinteren Hauptpunkt gleich dem Halbmesser der für sämmtliche brechende Flächen substituirbaren einen Fläche. Die Bedeutung dieser beiden Knotenpunkte und ihre Anwendung bei der Construction ist der des einen in

obigem einfachen Falle vollkommen analog. Wie in letzterem Falle der durch den Knotenpunkt gehende Strahl ungebrochen in gerader Linie weiter läuft, so geht auch hier ein einfallender Strahl, der den ersten Knotenpunkt trifft, im letzten Medium in derselben Richtung weiter; da er aber auch durch den zweiten Knotenpunkt geht, ist der letzte Strahl dem einfallenden nur parallel, indem er gegen letzteren nur um die Entfernung der Knotenpunkte auf der Achse verschoben erscheint, wie die folgenden Figuren deutlich machen werden. Wir erhalten demnach statt obiger einer Richtungslinie zwei einander parallele Richtungslinien, von denen die eine durch den vorderen, die andere durch den hinteren Knotenpunkt geht.

Die Lösung der Constructionsaufgaben für das System mehrerer brechender Flächen ist hiermit in folgender Weise gegeben:

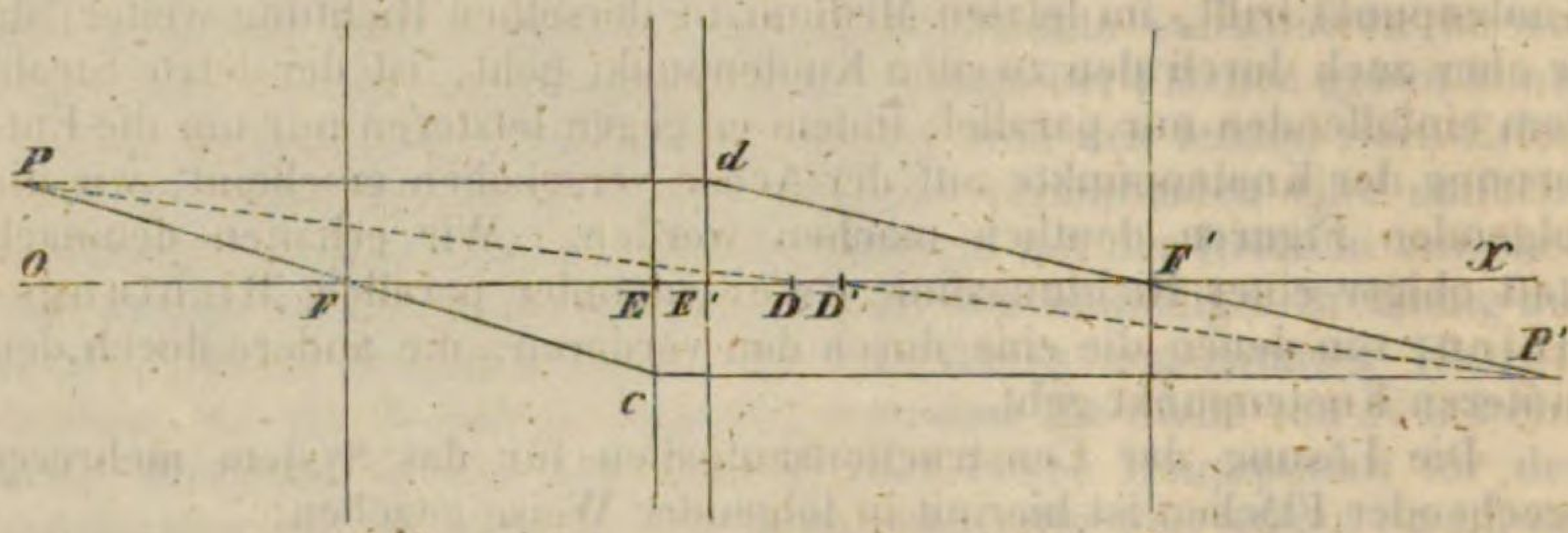
1) Construction des im letzten Medium verlaufenden Strahles. OX sei die optische Achse, FF' die beiden Brennpunkte, EE' die beiden Hauptpunkte mit den entsprechenden Ebenen, DD' die beiden Knotenpunkte. Der gegebene einfallende Strahl treffe die erste Brennpunktsebene in a, die erste Hauptebene in b.



Man zieht vom vorderen Brennpunkt F aus einen zu ab parallelen Strahl, welcher die vordere Hauptebene in c trifft, und zieht von c aus eine Parallele zur Achse (ce) ebenso eine Parallele zur Achse von b bis zur zweiten Hauptebene bd. Verbindet man den Punkt, wo die Parallele von c die hintere Focalebene schneidet, e, mit d, so hat man die Richtung des gebrochenen Strahles de im letzten Medium. Oder man zieht durch den hinteren Knotenpunkt D' eine Parallele zu ab und findet so den Durchschnittspunkt e mit der hinteren Focalebene und damit den gebrochenen Strahl de.

2) Construction des Bildpunktes zu einem Objectpunkte P. Man zieht von P einen Strahl durch den Brennpunkt F, der die erste Hauptebene in c trifft, jenseits also der Achse parallel weiter verlaufen wird (cP'), zweitens von P aus eine Parallele zur Achse, welche die hintere Hauptebene in d trifft, jenseits also durch den hinteren Brennpunkt F' gehen muss. Wo beide Linien sich schneiden, also in P', ist der gesuchte Bildpunkt. Zu demselben gelangt man auch, wenn man statt Pd, de von P die Richtungslinie nach D und zu dieser parallel

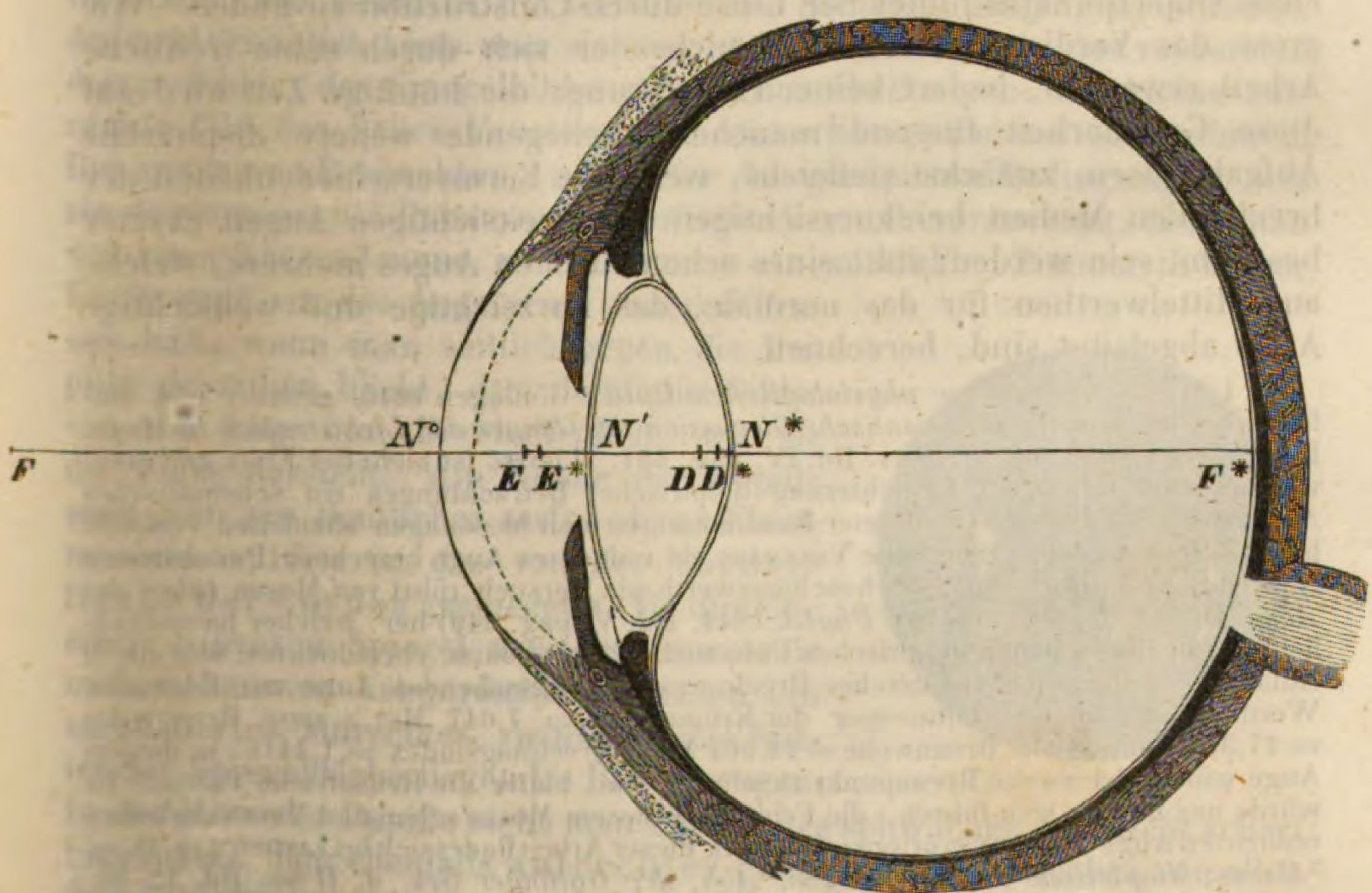
von D' aus die zweite Richtungslinie zieht. Der Durchschnittspunkt der letzteren mit der von c aus gezogenen Parallele giebt ebenfalls P'.



Das schematische Auge. Soll das im Vorhergehenden erörterte Constructionsverfahren auf den Gang der Lichtstrahlen im Auge anwendbar gemacht werden, so müssen wir uns ein sogenanntes schematisches Auge darstellen, wie dies von Listing geschehen ist. Zu diesem Behuf müssen wir von den Abweichungen der einzelnen brechenden Flächen von der Kugelgestalt absehen und jene Flächen als sphärisch mit auf einer geraden Linie liegenden Krümmungsmittelpunkten, das ganze Auge als ein System von drei brechenden Flächen, d. i. der Vorderfläche der Cornea, der Vorder- und Hinterfläche der Linse und von vier brechenden Medien, d. i. atmosphärische Luft, Hornhautsubstanz und *humor aqueus*, Linse und Glaskörper betrachten. Als Grundlagen der Rechnung bedarf es nun der Kenntniss folgender Grössen: des Abstandes zwischen dem Scheitelpunkt der sphärisch gedachten Cornea und dem der vorderen Linsenfläche, des Abstandes zwischen letzterem und dem Scheitel der hinteren Linsenfläche, ferner der Brechungsindices der vier Medien und endlich der Krümmungshalbmesser der drei brechenden Flächen. Die von verschiedenen Untersuchern durch directe Messungen für diese Grössen gefundenen Werthe zeigen, wie aus dem vorhergehenden Paragraphen zu entnehmen ist, so grosse Verschiedenheiten, dass es Listing vorgezogen hat, anstatt mittlerer Zahlen, welche man aus den vorhandenen Messungsresultaten ableiten könnte, solche Werthe zu wählen, „welche sich bei zweckmässiger Wahl der Einheiten in möglichst einfachen und abgerundeten Zahlen darstellen.“ Diese Werthe weichen zugleich nicht erheblich von jenen Mittelzahlen ab, und bedingen keine grösseren Fehler, als die ebenfalls nicht begründete Annahme der sphärischen Gestalt der brechenden Flächen und der Homogeneität der zu einem Medium verbundenen Formbestandtheile. Endlich ist zu erwähnen, dass in diesem schematischen Auge die Veränderungen, welche bei der Accommodation eintreten, und die unten zu besprechenden Verhältnisse der sphärischen und chromatischen Aberration ausser Acht bleiben müssen. Es entspricht das schematische Auge Listing's insofern dem normalen, als letzteres im ruhenden Zustande für parallele, also aus unendlicher Ferne kommende Lichtstrahlen accommodirt anzunehmen ist,

und dem entsprechend im schematischen der hintere Brennpunkt in die Ebene der Netzhaut fällt. Die dem LISTING'schen Auge zu Grunde gelegten Werthe sind nun folgende: Die Brechungsverhältnisse der vier Medien, das der Luft = 1 gesetzt, sind: das der Cornea und des *humor aqueus* = $^{103}/_{77}$, das der Linse = $^{16}/_{11}$, das des Glaskörpers = $^{103}/_{77}$. Die drei Halbmesser der Hornhaut, der vorderen und (der concaven) hinteren Linsenfläche werden zu + 8 Mm., + 10 Mm. und — 6 Mm., der Abstand des Scheitels der Hornhaut vom Scheitel der vorderen Linsenfläche, und der Abstand des letzteren von dem der hinteren Linsenfläche beide = 4 Mm. angenommen. Die Rechnung mit diesen Werthen ergiebt für die beiden Brennpunkte, Hauptpunkte und Knotenpunkte des schematischen Auges folgende Werthe: Der erste Hauptpunkt E liegt 2,1746 Mm. hinter der Vorderfläche der Hornhaut, der zweite Hauptpunkt E' 5,4276 Mm. vor der Hinterfläche der Linse, beide Hauptpunkte demnach 0,3978 Mm. von einander auf der optischen Achse entfernt. Der erste Brennpunkt F liegt 12,8326 Mm. vor der Hornhaut, der zweite Brennpunkt F' 14,6470 Mm. hinter der Hinterfläche der Linse, die erste Brennweite beträgt demnach 15,0072 Mm., die zweite Brennweite 20,0746 Mm. Der erste Knotenpunkt D liegt 7,2420 Mm. hinter der vorderen Fläche der Hornhaut, der zweite Knotenpunkt 0,3602 Mm. vor der Hinterfläche der Linse, beide, wie die Hauptpunkte, um 0,3978 Mm. auf der optischen Achse auseinander.

Beifolgende Figur zeigt das schematische LISTING'sche Auge in dreimaliger Linearvergrösserung.



Ohne irgend erhebliche Fehler bei dioptrischen Constructionen herbeizuführen, kann zur noch grösseren Vereinfachung dieses schematische Auge noch weiter reducirt werden. Die verhältnissmässig sehr geringe Entfernung der beiden Hauptpunkte und der beiden Knotenpunkte untereinander gestattet nämlich, jedes solche Paar von Punkten in einen einzigen Punkt zusammenzuschmelzen. Man erhält dann also nur einen zwischen E und E' fallenden Hauptpunkt und nur einen zwischen D und D' fallenden Knotenpunkt; die Lage, welche diese beiden Punkte erhalten, wenn das Verhältniss der beiden Brennweiten, d. h. also das Brechungsverhältniss der Luft und des Glaskörpers ungeändert bleibt, findet man durch ein einfaches von LISTING angegebenes Constructionsverfahren. Es leuchtet von selbst ein, dass wir in dem so reducirten Auge dieselben einfachen Verhältnisse haben, wie bei dem oben angenommenen einfachsten Fall der einmaligen Brechung durch eine zwei verschiedene Medien trennende sphärische Fläche. Das ganze Auge wird hierbei als ein brechender Apparat aus einer einzigen brechenden Substanz von dem Brechungsverhältniss $^{103}/_{77}$ betrachtet; die brechende Fläche stellt eine gegen die Luft convexe sphärische Oberfläche von dem Halbmesser 5,1248 Mm. vor, der Hauptpunkt derselben liegt um 2,3448 Mm. hinter dem Scheitelpunkt der wirklichen Cornea, der Knotenpunkt um 0,4764 Mm. vor der hinteren Linsenfläche. Mit diesem reducirten schematischen Auge ist es nun leicht, bei praktischen dioptrischen Bestimmungen mit vollkommen hinreichender Genauigkeit auf die oben beschriebene Weise den definitiven Gang jedes gegebenen Strahles im Glaskörper, den Vereinigungspunkt homocentrischer Strahlen eines Objectpunktes hinter der Linse durch Construction zu finden. Wie gross das Verdienst LISTING's, welches er sich durch seine treffliche Arbeit erworben, bedarf keiner Erläuterung; die künftige Zeit wird auf diese Grundarbeit fussend manche naheliegende weitere dioptrische Aufgabe lösen, zunächst vielleicht, wenn die Formverschiedenheiten der brechenden Medien bei kurzsichtigen und weitsichtigen Augen exacter bestimmt sein werden, statt eines schematischen Auges mehrere, welche aus Mittelwerthen für das normale, das kurzsichtige und weitsichtige Auge abgeleitet sind, berechnen.

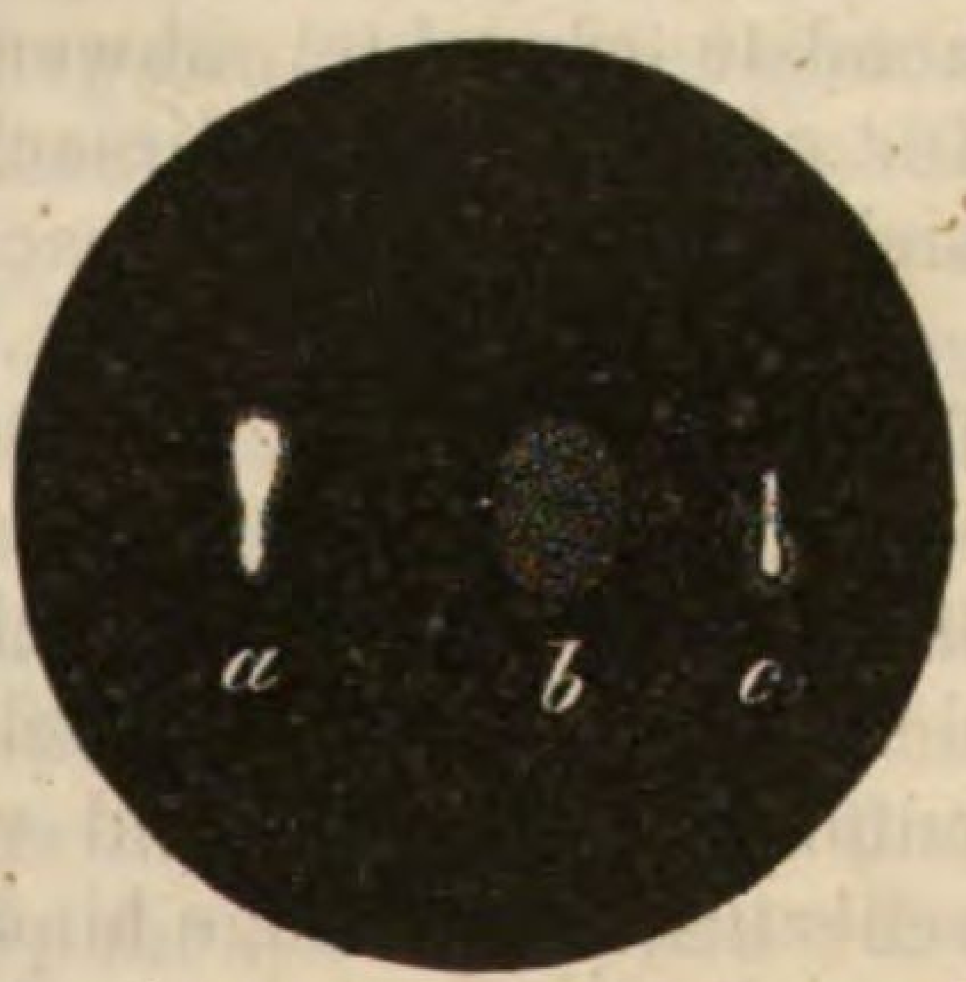
[1] LISTING, *Beitrag zur physiologischen Optik*, Göttingen 1845, genauer und umfassender im Artikel: *Mathematische Discussion des Ganges der Lichtstrahlen im Auge*, R. WAGNER's *Hdwrtrb. d. Phys.* Bd. IV. pag. 351. LISTING ist nicht der Erste gewesen, welcher zum Behuf der Erleichterung dioptrischer Betrachtungen ein schematisches Auge aus den Ergebnissen directer Bestimmungen und Messungen abzuleiten versucht hat. Bereits im Jahre 1838 hatte VOLKMANN ein reducirtes Auge berechnet (POGGENDORF's *Ann.* Bd. XLV. pag. 200); der beachtenswertheste Versuch rührt von MOSER (*über das Auge*, DOVE's *Repertorium der Physik* 1844, Bd. V. pag. 349) her, welcher hauptsächlich auf die BESSEL'schen dioptrischen Untersuchungen gestützt, ein reducirtes, aus einem einfachen Medium mit sphärischer Brechungsfläche bestehendes Auge mit folgenden Werthen berechnete: Halbmesser der Krümmung = 7,647 Mm., erste Brennweite = 17,317 Mm., zweite Brennweite = 24,964 Mm., Brechungsindex = 1,4416; in diesem Auge würde der zweite Brennpunkt ziemlich 3 Mm. hinter die Retinafläche fallen. Es würde uns hier zu weit führen, die Fehler bei diesem MOSER'schen und VOLKMANN'schen reducirten Auge näher zu erörtern; die Kritik dieser Arbeit findet sich bei LISTING a. a. O. — [2] GAUSS, *dioptrische Untersuchungen*, *Abh. der Göttinger Ges. d. Wiss.* Bd. I., besonders abgedruckt, Göttingen 1841.

§. 230.

Spiegelung der Lichtstrahlen im Auge, Katoptrik des Auges. Bevor wir die Lehre von der Dioptrik fortsetzen, schieben wir hier die Betrachtung der Reflexion des Lichtes von den verschiedenen dioptrischen Medien und der Retina ein, weil wir im folgenden Paragraphen, bei Erörterung der Accommodationslehre, eine wichtige Thatsache aus Spiegelungsphänomenen beweisen werden.

Es ist aus der Physik bekannt, dass beim Uebergange von Lichtstrahlen aus einem Medium in ein anderes immer nur ein grösserer oder geringerer Theil derselben in das neue Medium eintritt, ein Theil dagegen zurückgeworfen wird. Es ist ferner bekannt, dass, wenn der Winkel, welchen die einfallenden Strahlen mit dem Lothe bilden, eine bestimmte Grösse übersteigt, die sogenannte totale Reflexion eintritt, d. h. alle Lichtstrahlen zurückgeworfen werden, kein Theil in das zweite Medium übertritt. Nach diesen physikalischen Thatsachen ist von vornherein zu erwarten, dass die Strahlen, welche das dioptrische System des Auges durchsetzen, an den Gränzflächen der einzelnen Medien eine theilweise Reflexion erfahren werden; diese Reflexion ist leicht zu bestätigen.

Es findet eine deutliche Spiegelung an drei Flächen des dioptrischen Apparates statt, an der Vorderfläche der Cornea, an der Vorderfläche der Linse und an deren Hinterfläche; an allen drei Stellen bedingt die gekrümmte Oberflächenform eine derartige Reflexion, dass ein verkleinertes reelles oder virtuelles, aufrechtes oder verkehrtes Bild des leuchtenden Objectes, von welchem die auffallenden Strahlen ausgingen, entsteht. Jeden Augenblick kann man sich von dem Vorhandensein des vordersten dieser Bilder, des Spiegelbildes der Cornea überzeugen, das kleine aufrechte Bild des hellen Fensters oder einer Kerzenflamme wahrnehmen. Bei genauerer Beobachtung und unter den geeigneten Bedingungen, wie sie der sogenannte Purkinje-Sanson'sche Versuch voraussetzt, sieht man von einer Kerzenflamme, welche man in einem dunklen Zimmer in kurzer Entfernung vor das Auge einer anderen Person hält, wenn man seitlich gegen die Pupille desselben blickt, drei deutliche Bilder von der Lage und Beschaffenheit, wie sie die Figur darstellt. Am Rande der Pupille sieht man ein deutliches *aufrechtes* Flammenbild *a*; dies ist das von der *Vorderfläche der Cornea* gespiegelte. Da dieselbe einen convexen Spiegel darstellt, muss sie nach bekannten katoptrischen Gesetzen ein verkleinertes, aufrechtes, virtuelles, also hinter der Spiegelfläche liegendes Bild erzeugen.



In der Mitte der Pupille sieht man ein zweites schwaches und nicht scharf begränztes, aber ebenfalls *aufrechtes* Flammenbild *b*, welches von allen drei Bildern am weitesten nach hinten liegend erscheint. Es rührt das-

selbe von der Vorderfläche der Linse her, welche ebenfalls als Convexspiegel ein aufrechtes virtuelles Bild liefern muss. Das dritte kleinste am gegenüberliegenden Rande der Pupille, wie *a*, liegende Bild *c* ist ein scharfes verkehrtes Bild der Flamme; dieses rührt von der Hinterfläche der Linse (oder der Vorderfläche des Glaskörpers) her, welche als Concavspiegel von einem jenseits des Krümmungsmittelpunktes befindlichen Object ein verkleinertes, umgekehrtes, reelles, vor dem Spiegel liegendes Bild entwerfen muss. Wir bemerken hier vorläufig, dass die oben gezeichnete Lage der Bilder für das ruhende auf die Ferne accommodirte Auge gilt; wie sich die Lage der Bilder beim Nahesehen ändert, werden wir unten sehen. Auch an der Hinterfläche der Cornea wird Licht wie an der Vorderfläche reflectirt, und nothwendig ebenso ein aufrechtes virtuelles Bild entworfen. Die Lage desselben ist hinter dem der Vorderfläche; es erscheint letzterem meist so dicht anliegend, dass sich beide zum Theil decken, und ist weit matter als dieses, so dass es dem Blick leicht entgeht.

Die Spiegelung der Lichtstrahlen von der Retina verdient in zweierlei Beziehung unsere volle Aufmerksamkeit, einmal, weil man in gewissen Elementen der Retina katoptrische Apparate, bestimmt eine zum regelmässigen Sehen nothwendige Reflexion zu bewirken, gesucht hat, zweitens auf der Wahrnehmbarmachung der von der Netzhaut zurückgeworfenen Strahlen die Dienste eines für Physiologie und Pathologie gleich wichtigen Instrumentes, des sogenannten Augenspiegels beruhen. Betrachten wir die Augen Anderer, so erscheint uns deren Hintergrund im Binnenraum der Pupille in der Regel vollkommen dunkel, selbst bei hellster Sonnen- oder Kerzenbeleuchtung als ein schwarzes Feld, es dringt kein einziger gespiegelter Strahl aus dem Hintergrund des beobachteten Auges in das unsrige. Nur unter ganz bestimmten, sogleich zu erörternden Bedingungen gelingt es, den Augengrund in röthlichem Schein leuchten zu sehen, wie schon früher zuweilen, von Bruecke zuerst mit grösserer Aufmerksamkeit beobachtet worden ist. Bei einer grossen Anzahl von Thieren dagegen sieht man sehr häufig, und zwar besonders deutlich bei geringer Helligkeit den Augengrund auf das Glänzendste erleuchtet, abwechselnd gelb, grünlich, bläulich oder auch roth. Die gesetzmässigen Ursachen der Dunkelheit wie des Leuchtens ergeben sich aus folgenden Betrachtungen.[1]

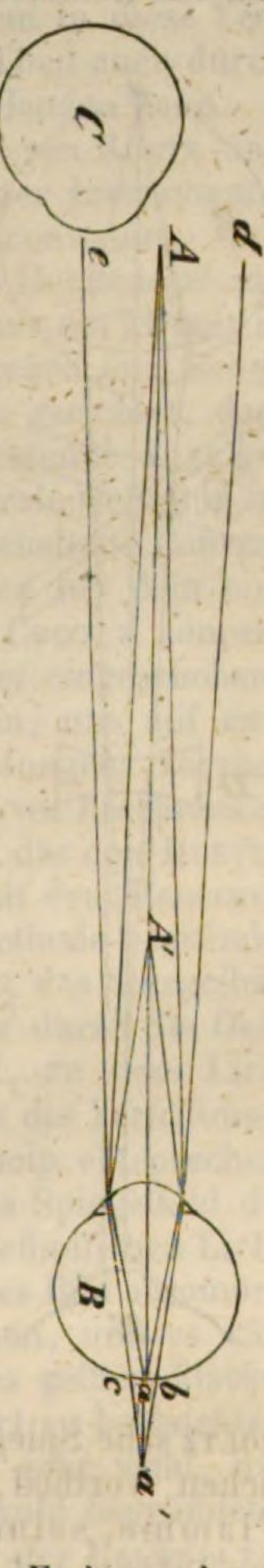
Nehmen wir an, ein leuchtender Punkt befinde sich in solcher Entfernung vom Auge, dass bei entsprechendem Adaptionszustand desselben ein punktförmiges Bild des Punktes gerade auf die empfindende Netzhautfläche fällt. Verhielte sich die Netzhautfläche, wie die matte Glastafel in der *camera obscura*, welche vermöge ihrer unzähligen Erhebungen die empfangenen zum Bild vereinigten Lichtstrahlen nach allen Seiten hin reflectirt, nur wenige hindurchlässt, so würden wir den Bildpunkt ebenso von allen Seiten her sehen können, wie das Bild auf der Glasplatte. Allein die Netzhaut ist trotz ihrer complicirten Zusammensetzung aus verschiedenen Formelementen in solchem Grade durchsichtig, dass fast alle Strahlen durch sie hindurchgehen, und wenige nur gespiegelt werden.

Die Nothwendigkeit dieser Einrichtung für das deutliche Sehen liegt auf der Hand. Würden die Strahlen des Bildpunktes nach allen Seiten hin reflectirt, so würden sie die ganze Netzhautfläche treffen, und daher eine allgemeine Lichtempfindung veranlassen, in deren Folge das ganze Sehfeld erleuchtet, nicht aber blos ein dem Objectpunkt entsprechender heller Punkt im dunkeln Sehfeld erscheinen würde. Die durch die Retina hindurchgegangenen Lichtstrahlen treffen auf die Chorioidea und werden hier durch die dichte schwarze Pigmentlage, welche deren Innenseite auskleidet, zum grössten Theile absorbirt, um so mehr natürlich, je schwärzer die Fläche. Eine absolut schwarze Fläche, welche alles Licht absorbirte, existirt aber nicht, es muss demnach auch von der Chorioidea immer noch ein geringer Theil der sie treffenden Lichtstrahlen zurückgeworfen, gespiegelt werden. Diese Spiegelung ist aber keine unregelmässige, allseitige, wie von einer matten Fläche, sondern eine so regelmässige, dass, wenn alle Strahlen, welche von einem leuchtenden Punkt ausgegangen, auf einem Punkt der Netzhaut vereinigt werden, derjenige Theil derselben, welcher zurückgeworfen wird, auf denselben Wegen, auf denen er gekommen, wieder zurück, aus der Pupille heraus wieder nach dem leuchtenden Objectpunkt geht. Dies ist das wichtigste Grundgesetz der Spiegelung von der Retina, oder richtiger von der Chorioidea. Der Bildpunkt auf der Retina verhält sich bei dieser Spiegelung ganz als conjugirter Vereinigungspunkt zum betreffenden Objectpunkt. Die von ersterem ausgehenden gespiegelten homocentrischen Strahlen vereinigen sich wieder in letzterem, indem jeder gespiegelte Strahl dieselben Brechungen in den dioptrischen Medien rückwärts erleidet, die er bei seinem Eindringen von aussen vorwärts erlitten hat; das Spiegelbild des Retinabildes fällt also in den Objectpunkt. Es leuchtet ein, dass wir dieses Spiegelbild mit unserem Auge, welches sich seitwärts vom Objectpunkt befindet, nicht sehen können. Fragen wir, wie diese regelmässige Reflexion zu Stande gebracht wird, so begegnen wir einer scharfsinnigen Theorie von Bruecke, welche wohl begründet, wenn auch, der Unrichtigkeit einiger ihrer Prämissen wegen, nicht ganz mehr in Bruecke's Sinne haltbar erscheint. Bruecke betrachtet die Stäbchen der Jacob'schen Haut als die Regulatoren der Spiegelung von der Chorioidea, welche die Strahlen nach katoptrischen Gesetzen auf ihrem Ankunftsweg zurückzulaufen zwingen, und zwar auf folgende Weise unter folgenden Voraussetzungen. Nach Bruecke liegt der Vereinigungspunkt homocentrischer Strahlen bei vollkommen adaptirtem Auge in der innersten Schicht der Retina, der Nervenfaserschicht, die er als die lichtpercipirende Schicht betrachtet, während die Jacob'sche Haut als nicht zur eigentlichen Nervenhaut gehörig, sondern als rein physikalischer (katoptrischer) Apparat betrachtet wird. Hinter der empfindenden Haut, senkrecht gegen dieselbe, stehen pallisadenartig die Stäbchen, von denen jedes ein aus stark lichtbrechender Substanz gebildetes, in weniger stark brechende Zwischensubstanz eingebettetes Prisma vorstellt. Jeder Lichtstrahl, welcher die empfindende Faserschicht durchdrungen hat, tritt in ein solches Prisma ein; aus dem Gange der Lichtstrahlen und der senk-

rechten Stellung dieser Prismen ist nun leicht ersichtlich, dass er entweder in der Achse eines derselben eintreten, oder die Seitenwand, mit welcher es an seinen Nachbar gränzt, von ihm durch eine dünne Lage schwachbrechender Substanz geschieden, unter einem sehr beträchtlichen Einfallswinkel treffen wird. Dieser Einfallswinkel wird unter allen Umständen so gross sein, dass der Strahl in die schwachbrechende Aussenschicht nicht eindringen kann, sondern total reflectirt werden muss. Der total reflectirte Strahl trifft an der Basis des Stäbchens die Chorioidea, wird hier, wenn dieselbe der Pigmentlage nicht ermangelt, zum grössten Theil absorbirt; der zurückgeworfene Theil aber trifft die andere Seitenwand wieder unter so grossem Einfallswinkel, dass abermals totale Reflexion eintritt, mithin der reflectirte Strahl nach derselben Netzhautstelle zurückgeschickt wird, durch welche er eingetreten war. Von besonderer Wichtigkeit wird diese Function der Stäbchenprismen nach Bruecke da, wo die Chorioidea keine schwarze Pigmentlage hat, also bei den Thieren, in deren Augen sich das sogenannte eigenthümliche Tapetum, von dem unten weiter die Rede sein wird, vorfindet. Es erscheint dieses Tapetum als heller, metallglänzender, verschieden gefärbter Fleck auf der Innenseite der Chorioidea. An diesem Tapetum findet so gut wie keine Absorption der Lichtstrahlen statt; fast alle werden (mit der Farbe, welche das Tapetum selbst an der getroffenen Stelle hat) zurückgeworfen. Es ist also nach Bruecke zum deutlichen Sehen unbedingt nothwendig, dass diese reflectirten Strahlen denselben Fleck der Nervenhaut, den die einfallenden getroffen und erregt hatten, wieder treffen, dies bewirken die Stäbchen auf die angegebene Weise, und unterstützen dadurch zugleich das Sehen, verdoppeln die Intensität der Erregung, indem sie demselben empfindlichen Punkt, der schon vom einfallenden Licht erregt ist, auch noch das reflectirte zuwerfen. Diese Theorie Bruecke's bedarf einiger Aenderungen, seitdem wir wissen, dass die Stäbchenschicht nicht allein zur eigentlichen Nervenhaut in anatomischer Beziehung gehört, sondern dass sie gerade der zur Aufnahme der Lichtwellen bestimmte Theil ist, dass wir den Vereinigungspunkt der Strahlen beim scharfen Sehen nothwendig in diese Schicht selbst verlegen müssen. Es folgt diese Nothwendigkeit nicht etwa blos aus aprioristischen theoretischen Gründen; wir werden unten sehen, dass wir H. Mueller's Scharfsinn einen directen Beweis dafür verdanken. Mit dieser Bedeutung der Stäbchenschicht fällt zwar die von Bruecke ihnen vindicirte Function, das Licht nach den empfindenden Stellen zurückzuwerfen, hinweg, allein es bleibt ihnen in Bruecke's Sinne und nach den von Bruecke angezogenen Gesetzen die Function, die Lichtstrahlen, welche ein Stäbchen treffen, und dadurch eine Empfindung vermitteln, in demselben **isolirt** zu erhalten, sowohl ein Uebertreten der directen, als der reflectirten Strahlen in Nachbarstäbchen zu verhindern. Auf diese Weise scheint uns auch begründet, wenn wir die Stäbchen als die Apparate betrachten, welche eine unregelmässige Zerstreuung der von der Chorioidea gespiegelten Strahlen verhüten, das Licht auf demselben Wege, auf welchem es gekommen war, zurückschicken, und somit

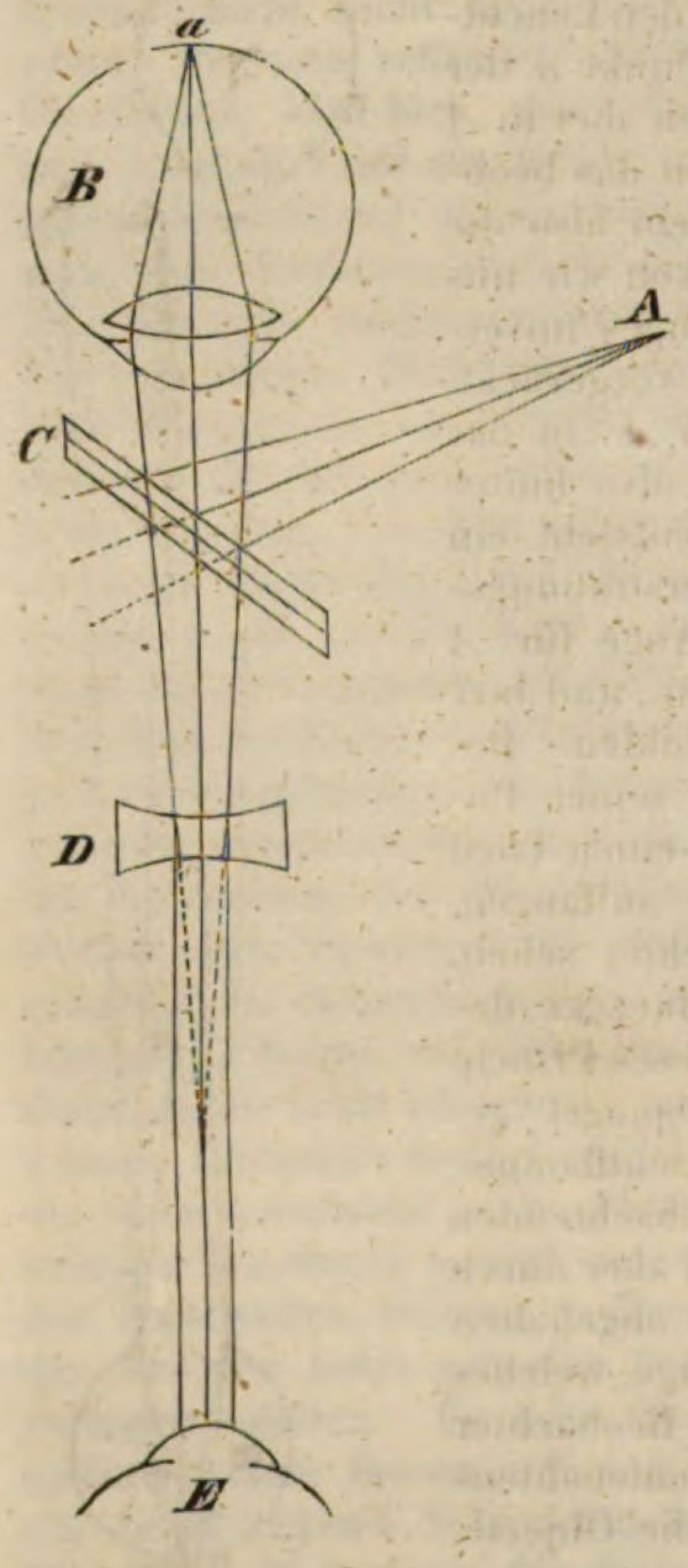
diese wichtige rein optische Rolle mit ihrer wesentlichen physiologischen Bedeutung als Umsetzungsorgan der Aetherschwingungen in einen Nervenreiz vereinigen. Sie verlieren bei dieser Auffassung auch nichts an Wichtigkeit für das Sehen der mit einem Tapetum begabten Augen.

Kehren wir jetzt zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung zurück. Wir haben gesehen, dass bei richtiger Accommodation des Auges *B* für den Leuchtpunkt *A* die Strahlen des letzteren im Punkt *a* der Netzhaut vereinigt werden, die gespiegelten aber in *A* wieder gesammelt werden, daher nicht in das beobachtende Auge *C* gelangen können, diesem also die Netzhaut von *B* dunkel erscheint. Denken wir uns nun den Accommodationszustand des Auges unverändert, den Leuchtpunkt aber nach *A'* vorgerückt, so rückt der Vereinigungspunkt der von *A'* in das Auge fallenden Strahlen nach *a'*, fällt also hinter die Netzhaut; auf der Netzhaut selbst entsteht ein Zerstreuungskreis *b c*. Das Bild dieses Zerstreuungskreises *b c* muss nothwendig, da das Auge für *A* accommodirt geblieben ist, nach *a* fallen, und hier einen Kreis von dem Durchmesser *d e* bilden. Befindet sich das beobachtende Auge mit seiner Pupille innerhalb dieses Kreises, so wird es einen Theil der von *b c* kommenden Lichtstrahlen auffangen, mithin den Grund des Auges *B* erleuchtet sehen. Unter diesen Bedingungen beobachtete Bruecke das Leuchten des menschlichen Auges; auf dieses Princip hat Helmholtz seinen „einfachsten Augenspiegel" gegründet. Helmholtz sieht an einer Lichtflamme, welche zwischen seinem und dem zu beobachtenden Auge sich befindet, deren directe Strahlen aber durch einen Schirm vom Auge des Beobachters abgehalten werden, vorbei in das zu beobachtende Auge, welches sich für einen Gegenstand hinter dem Beobachter accommodirt. Da nun die Stärke des Augenleuchtens wächst, je entfernter von der Flamme die Objecte, auf welche sich das Auge accommodirt, unter gewöhnlichen Verhältnissen aber diese Entfernung nicht hinreichend gross gemacht werden kann, bringt Helmholtz vor das zu untersuchende Auge eine Convexlinse, durch welche es weitsichtig gemacht wird. Es kann dann das Auge kein deutliches Flammenbild auf seiner Netzhaut bilden, sondern nur einen hellen Zerstreuungskreis. Die von diesem gespiegelten Strahlen werden von der Convexlinse vor dem Auge gesammelt, in ihrem Brennpunkt, wenn sie parallel austraten. Auf dieses von der Linse entworfene vergrösserte Bild des Zerstreuungskreises accommodirt der Beob-



achter sein Auge und erhält dann ein deutliches umgekehrtes Bild der erleuchteten Netzhautstellen.

Es giebt indessen noch andere Methoden, die von der Retina gespiegelten Strahlen einem anderen Auge sichtbar zu machen. Der ursprünglich von Helmholtz construirte Augenspiegel beruht auf folgendem zuerst



von Erlach angegebenen Princip. Vor dem zu beobachtenden Auge befindet sich ein System übereinander geschichteter Glasplatten, welche C im Durchschnitt zeigt, deren Ebene so schräg gegen das Auge B geneigt ist, dass die von der Lichtquelle A ausgehenden Strahlen zum Theil nach der Pupille von B reflectirt werden. Werden diese Strahlen auf der Netzhaut zu einem Punkt a vereinigt, so gehen die gespiegelten Strahlen, auf demselben Wege, auf dem sie gekommen sind, zurück, und treffen daher die Glasplatten wieder an denselben Punkten, von denen sie in das Auge geworfen wurden. Ein Theil derselben wird von hier aus nach A zurückgeworfen, ein anderer Theil geht indessen durch die Glasplatten hindurch. Stellt sich das Auge des Beobachters E in die Richtung dieser Strahlen, so sieht es den Augengrund von B erleuchtet. Das Hohlglas D dient dazu, die durch die Glasplatten getretenen convergirenden Strahlen divergent oder parallel, wie in der Figur angedeutet, zu machen, so dass sie das Auge des Beobachters auf seiner eigenen Netzhaut zur Vereinigung bringen, mithin ein deutliches Bild des erleuchteten Theiles der Netzhaut von B erhalten kann. Es gewährt dieser ursprüngliche Helmholtz'sche Spiegel den für physiologische Untersuchungen sehr wesentlichen Vortheil, dass man mit demselben das **Netzhautbild der Flamme**, **seine Lage**, sowie seine **Veränderungen bei der Accommodation** auf nähere oder fernere Objecte **genau beobachten** kann, was bei der vorher erörterten Methode, bei welcher ja die Bildung eines möglichst grossen Zerstreuungskreises des Flammenbildes Bedingung war, unmöglich ist. Ist das zu untersuchende Auge für das Spiegelbild der Flamme scharf adaptirt, so sieht man ein scharfes Bild derselben auf der Netzhaut. Der übrige Theil der Netzhaut erscheint aber nicht dunkel, sondern leuchtet mehr weniger stark röthlich; diese Erleuchtung

rührt von der Spiegelung diffusen Lichtes her, welches neben dem zum Bilde vereinigten auf die Netzhaut fällt, z. B. vom erleuchteten Gesicht des Beobachters. Es geht auch durch die nicht ganz undurchsichtige Sclerotica eine geringe Menge Licht hindurch, welches, da es weder die Stäbchen unter solchen Verhältnissen trifft, dass es auf denselben Weg zurückgeworfen wird, noch durch das dioptrische System in diese Verhältnisse gebracht werden kann, diffus gespiegelt, zum Theil auch durch die Pupille austritt und so zum Auge des Beobachters gelangen kann.

Nach einem dritten Princip sind die Augenspiegel von Ruete und Coccius und eine grosse Anzahl von Modificationen dieser Instrumente, deren Urheber wir hier nicht alle aufzählen können, construirt. Der wesentliche Theil des Ruete'schen Instrumentes ist ein Hohlspiegel mit kleiner centraler Oeffnung, bei dem Instrument von Coccius ein kleiner in der Mitte durchbohrter Planspiegel. Es wird derselbe gegen eine neben dem zu beobachtenden Auge befindliche Lichtquelle so gerichtet, dass deren Strahlen von der Spiegelfläche in das zu beobachtende Auge geworfen werden, während der Beobachter durch die centrale Oeffnung im Spiegel nach demselben blickt. Eine vor das letztere gehaltene Convexlinse leistet hierbei dieselben Dienste, welche wir oben bei dem einfachen Helmholtz'schen Verfahren angegeben haben. Coccius concentrirt das Licht durch eine zwischen Flamme und Spiegel eingeschobene Sammellinse. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, uns auf eine ausführliche Kritik des Constructionsprincipes, der Leistungen, Vorzüge und Mängel der verschiedenen Instrumente einzulassen, wir beschränken uns auf folgende Bemerkungen. Nach Helmholtz kommt das dem Ruete'schen Spiegel zu Grunde liegende Princip vollständig mit dem Bruecke'schen, auf welches Helmholtz selbst seine einfachste Methode begründet hat, überein; es tritt nur an die Stelle des Lichtes selbst das Spiegelbild desselben, während der Beobachter ebenfalls, indem er durch die Oeffnung, von welcher kein Licht ausgeht, hindurchsieht, an dem Licht vorbei sieht. Coccius sucht indessen zu beweisen, dass die Verhältnisse bei seinem Spiegel nicht ganz dem Bruecke'schen Princip entsprechen. Beruhte sein Spiegel auf letzterem, entspräche also das Spiegelbild der Flamme ganz einem neben dem Auge des Beobachters befindlichen Licht, so müsste, wenn sich das zu untersuchende Auge für dieses Bild accommodirt, dessen Netzhaut nach Helmholtz dunkel erscheinen, und es wäre unmöglich, mittelst des Spiegels die Beschaffenheit des gelben Fleckes bei Accommodation des Auges für das leuchtende Object zu beobachten. Dennoch kann man dies mit dem Spiegel von Coccius sehr wohl, und zwar nach Coccius wegen folgenden wie uns scheint wohl begründeten Unterschiedes der Verhältnisse bei seinem Spiegel und der Helmholtz'schen Methode des Vorbeisehens an einer wirklichen Flamme. Es lässt sich nämlich das Spiegelbild der Flamme nicht mit einer wirklichen Flamme, welche sich an der Stelle der spiegelnden Fläche befände, identificiren, da dasselbe nicht in der Ebene des Spiegels, sondern ebenso weit hinter derselben als die Lichtquelle vor ihr liegt. Die von der Retina gespiegelten Strahlen gehen daher bei Accommodation des Auges für das

Spiegelbild nach diesem zurück, convergiren also erst hinter dem Spiegel. Ein Theil des Kegels dieser Strahlen geht durch die Oeffnung des Spiegels, gelangt also in das Auge des Beobachters. Accommodirt sich das zu beobachtende Auge dagegen für das Loch im Spiegel, so erscheint es dem Beobachter dunkel, weil jetzt auf die Stelle des directen Sehens das Loch selbst fällt, die vom Spiegelbild der Flamme kommenden Strahlen aber, weil das Loch dem Auge näher als dieses liegt, vor der Retina sich vereinigen, auf ihr einen Zerstreuungskreis bilden, in welchen das Bild der dunkeln Spiegelöffnung fällt. Thatsache ist, dass man bei vollkommener Accommodation des beobachteten Auges auf das Spiegelbild der Flamme den Augengrund leuchtend erblickt, dunkel dagegen bei Accommodation für die Oeffnung im Spiegel. Coccius führt diese Verhältnisse auf die Erscheinungen des Scheiner'schen Versuches zurück.[2]

Welche Erscheinungen die durch Spiegelung erleuchtet gesehene Retina darbietet, ist nicht hier zu erörtern; das Verhalten des Flammenbildes, der Eintrittsstelle des Sehnerven, der Retinagefässe wird an einem anderen Orte zur Sprache kommen. Was die rothe Farbe des erleuchteten Augengrundes betrifft, so ist klar, dass dieselbe von dem Pigment der Chorioidea, von welchem die Strahlen zurückgeworfen werden, herrührt. Je geringer der Gehalt der Chorioidea an Pigment, desto röther leuchtet die Retina, je pigmentreicher die Aderhaut, desto mehr tritt nach Coccius die Retina in einer ihr selbst angehörigen lichtgrauen Färbung hervor, während die rothe Farbe des Grundes mehr in's Bräunliche übergeht. Die Stelle des directen Sehens, die *macula lutea*, erscheint nach Helmholtz dunkler als die übrige Netzhaut, und graugelb ohne Beimischung von Roth; Coccius stellt dies in Abrede, es hat nach ihm der gelbe Fleck dieselbe Färbung wie die übrige Netzhaut, wird aber unter gewissen Verhältnissen durch einen eigenthümlichen Lichtreflex, den er von der Gegenwart einer grubenförmigen Vertiefung (*fovea centralis*) herleitet, erkennbar. Die Eintrittsstelle des Sehnerven erscheint regelmässig als helle, gelblich gefärbte Scheibe, aus deren Mitte die Arterien und Venen der Retina hervortretend gesehen werden.

Was das Leuchten der mit einem Tapetum versehenen Thieraugen betrifft, so geht schon aus dem bisher Erörterten hervor, dass dasselbe dem Augenleuchten des Menschen ganz analog ist, auf derselben Spiegelung beruht, unter denselben Bedingungen sichtbar wird; die beträchtliche Reflexion von dem hellen Hintergrunde, welchen das Tapetum bildet, bedingt, dass das Leuchten auch dann erblickt wird, wenn nur wenige Strahlen so zur Netzhaut gelangen, dass sie zu unserem Auge zurückgeworfen werden können. Die frühere Ansicht, dass das Phänomen von einer Lichtentwickelung im Inneren des Auges herrühre, bedarf keiner Widerlegung mehr. Bruecke hat durch sorgfältige Experimente an Hunden erwiesen, dass die verschiedenen Farben, in welchen der Augengrund leuchtet, blau, grün, hellgelb, weiss, selbst schwach violett, durch die entsprechende Farbe der Stelle des Tapetum, von welcher Strahlen nach dem Auge des Beobachters reflectirt werden, herrührt, dass aber der zuweilen unter diesen Farben zum Vorschein kommende

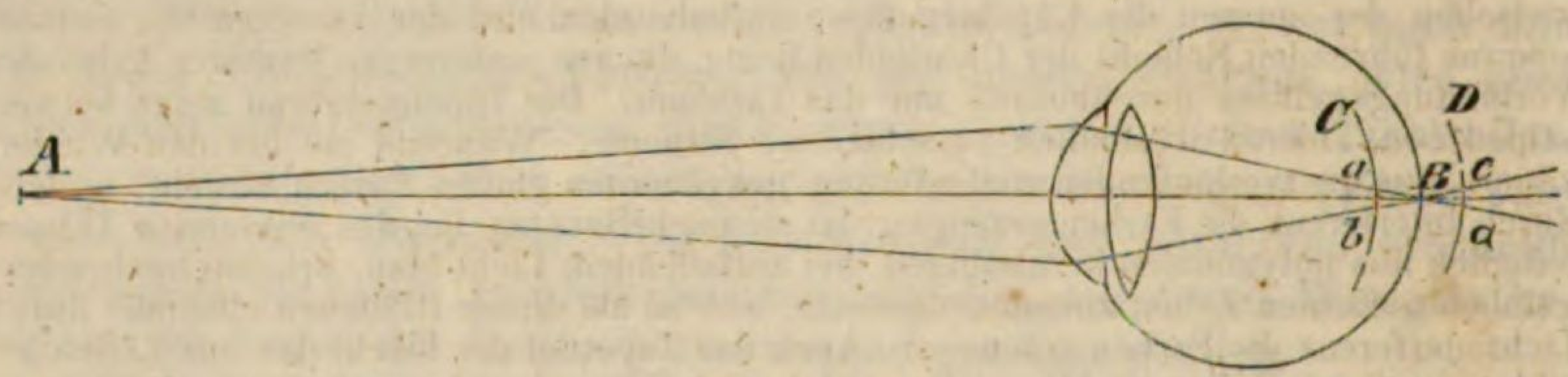
hellrothe Schein durch zu Tage liegende grosse Gefässstämme bedingt wird. Auf welche Weise bei den mit Tapetum versehenen Thieren eine Unterstützung des Sehens, nämlich eine Erhöhung der Erregung der vom directen Licht getroffenen Netzhautstellen durch die gespiegelten Strahlen, bewirkt werden könne, haben wir schon oben angedeutet. Dass das Tapetum bestimmt ist, auf die von Bruecke erkannte Weise die Stärke der Empfindung bei geringem äusseren Licht zu erhöhen, geht schon daraus hervor, dass es immer hinter den am meisten zum Sehen verwendeten Netzhautstellen liegt, dass es zum Beispiel bei *Raja batis* in Form eines Streifens der spaltförmigen Pupille gegenübersteht.[3]

[1] Ueber die ganze Frage von der Reflexion der Lichtstrahlen in der Retina vergl. folgende Abhandlungen: Bruecke, *über d. physiol. Bedeutung d. stabförmig. Körper etc.* Mueller's *Arch.* 1844, pag. 444; *Anatom. Unters. über d. sogen. leuchtenden Augen bei den Wirbelthieren*, ebendas. 1845, pag. 387; *Ueber das Leuchten der menschl. Augen*, ebendas. 1847, pag. 225 u. 479; Helmholtz, *Beschreibung eines Augenspiegels zur Unters. d. Netzhaut im lebenden Auge*, Berlin 1851; *Ueber eine neue einfachste Form des Augenspiegels*, *Arch. f. phys. Hlk.* Bd. XI. pag. 827. (Hier findet sich besonders eine Kritik der Constructionsprincipien seines und des von Ruete erfundenen Spiegels); Ruete, *der Augenspiegel und das Optometer*, Göttingen 1852; Coccius, *über die Anwendung des Augenspiegels, nebst Angabe eines neuen Instrum.* Leipzig 1853. — [2] Coccius a. a. O. pag. 39 führt als Beweis für die Richtigkeit der oben gegebenen Erklärung folgenden Versuch an. Stellt man seitlich neben sich in ein oder zwei Fuss Entfernung ein Licht, und hält den durchbohrten Spiegel in 1—2″ Entfernung so vor das Auge, dass das Loch gerade in die Mitte des Flammenbildes fällt, so sieht man, wenn man sein Auge für das Flammenbild accommodirt, dasselbe continuirlich auch über die Stelle, in welcher sich das Loch des Spiegels befindet, hinweggehen. — [3] Der Bau des Tapetums ist zuerst von Eschricht (*Beobachtungen an den Seehundsaugen*, Mueller's *Arch.* 1838, pag. 575) und später von Bruecke (a. a. O.) genau untersucht worden. Das Tapetum der Säugethiere bildet eine selbstständige gefässlose Membran, welche zwischen der inneren die Capillargefässe enthaltenden und der äusseren die Gefässstämme führenden Schicht der Chorioidea liegt; die aus ersterer zu letzterer gehenden Verbindungsgefässe durchbohren nur das Tapetum. Die Tapetmembran zeigt bei verschiedenen Thieren wesentlich verschiedene Structur. Während sie bei den Wiederkäuern aus querverlaufenden wellenförmig gekrümmten glatten Fasern besteht, welche durch Interferenz die Farben erzeugen, ist sie nach Bruecke bei den reissenden Thieren lediglich aus polygonalen kernhaltigen, bei auffallendem Licht blau, bei durchgehendem gelblich gefärbten Zellen zusammengesetzt, welche als dünne Blättchen ebenfalls durch Lichtinterferenz die Farben erzeugen. Auch das Tapetum der Fische ist aus Zellen gebildet; in diesen Zellen sind Krystalle, welche den Silberglanz hervorbringen, abgelagert; die chemische Constitution dieser Krystalle konnte Bruecke nicht genau ermitteln. Die Capillarmembran der Chorioidea ist bekanntlich auf ihrer Innenseite von einer Schicht regelmässig sechseckiger Zellen überzogen, welche mit Pigmentkörnchen erfüllt sind. Wo hinter dieser Membran ein Tapetum liegt, sind die Zellen entweder vollständig frei von Pigment, oder doch nur einzelne unter ihnen mit Pigment erfüllt.

§. 231.

Von der Accommodation des Auges. Es ist oben bei der Lehre vom Gange der Lichtstrahlen im Auge der Beweis geführt worden, dass der **Vereinigungspunkt** derjenigen Strahlen, welche von einem leuchtenden Punkte vor dem dioptrischen System ausgegangen sind, **seinen Abstand von der hintersten brechenden Fläche mit dem Abstand des Objectpunktes von der vordersten Fläche wechselt**, dass die beiden Gränzen dieser Ortsveränderung durch den hinteren

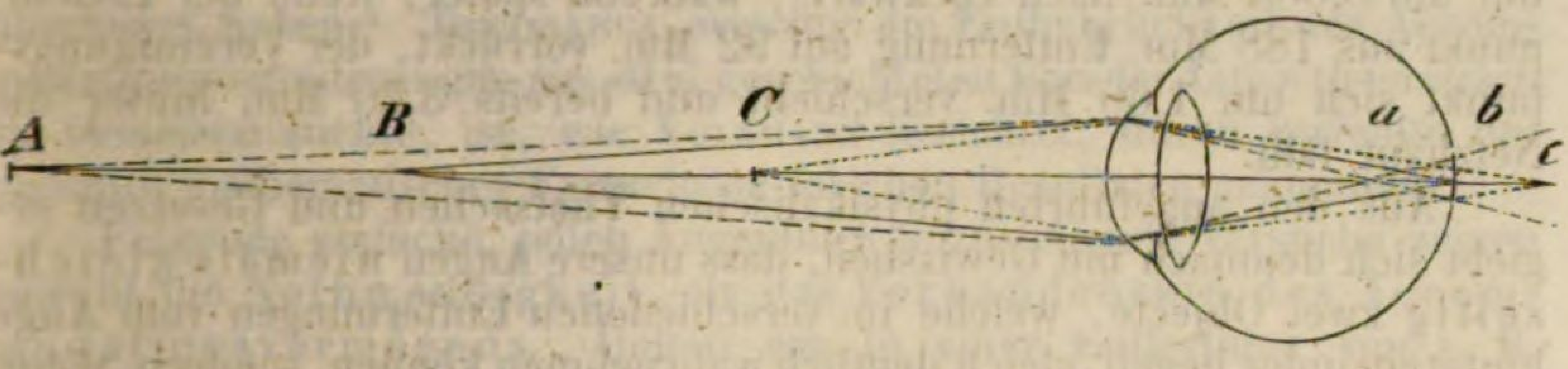
Brennpunkt und einen unendlich entfernten Punkt, in welchem die vom vorderen Brennpunkt ausgegangenen Strahlen zur Vereinigung kommen, gebildet werden. Bleiben daher Form und Lage der brechenden Medien des Auges vollkommen unverändert, so rückt das von ihnen entworfene Bild eines Objectes aus dem hinteren Brennpunkt in unendliche Ferne hinaus, wenn sich das Object aus unendlicher Ferne bis zum vorderen Brennpunkt nähert. Befindet sich nun der auffangende Schirm, welchen die Netzhaut darstellt, in einer bestimmten Entfernung hinter der Linse und nehmen wir diese unveränderlich gedachte Entfernung so gross an, dass sie die conjugirte Vereinigungsweite zu einem Abstand des leuchtenden Objectes von zehn Fuss vor der Cornea darstellt, also von einem zehn Fuss vor dem Auge gelegenen Punkte ein scharfes punktförmiges Bild gerade in die Ebene der Netzhaut fällt, so leuchtet ein, dass die Strahlen eines Punktes, welcher näher am Auge liegt, hinter der Netzhaut, die von einem ferneren Punkte ausgehenden vor der Netzhaut zur Vereinigung kommen müssen, in ersterem Falle also die Netzhaut von den convergirenden noch nicht vereinigten Strahlen, im letzteren von den nach der Vereinigung wieder divergirenden getroffen werden muss. In beiden Fällen trifft daher die Netzhaut statt des punktförmigen Bildes ein Zerstreuungskreis, der um so grösser ist, je weiter vor oder hinter die Netzhaut der Vereinigungspunkt des betreffenden Strahlenkegels fällt. Zur Erläuterung dienen die beifolgenden Figuren. Liegt bei unveränderlicher Form und Lage der brechenden Medien der Vereinigungspunkt des von A ausgehenden Strahlenkegels in B hinter der



Linse, so kann die Netzhaut nur dann ein punktförmiges Bild erhalten, wenn ihre Ebene durch B geht; liegt sie der Linse näher, wie in C, so treffen sie die convergirenden Strahlen und bilden einen Zerstreuungskreis von dem Durchmesser ab, liegt sie weiter ab von der Linse, wie in D, so bilden die divergirenden Strahlen einen Zerstreuungskreis von dem Durchmesser $c\,d$.

Haben wir vor dem Auge, auf der Sehachse hintereinander liegend, drei leuchtende Punkte $A\,B\,C$, so fallen hinter der Linse die Vereinigungspunkte ihrer Strahlen in entsprechender Ordnung in $a\,b\,c$ hintereinander, wie durch die Linien angedeutet ist. Ist der Abstand der Retina von der Linse so gross, dass der Vereinigungspunkt b in ihre Ebene fällt, so bilden sowohl die Strahlen von A als von C einen Zerstreuungskreis auf ihr, die von A nach, die von C vor ihrer Vereinigung. Befindet sich nun vor dem Auge ein Object, welches aus einer Menge

nebeneinander liegender leuchtender Punkte zusammengesetzt zu denken ist, so wird, wenn diese Punkte in der Ebene von A z. B. liegen, von jedem derselben ein Zerstreuungskreis auf der Retina entstehen; die Zerstreuungskreise der Nachbarpunkte müssen sich zum Theil decken,



und so entsteht ein verwischtes undeutliches Bild des Objectes; wir sehen das Object nicht scharf, sondern mit verwaschenen Contouren und alle seine Einzelheiten undeutlich. Sind z. B. die von zwei nebeneinander liegenden Punkten ausgehenden Strahlen verschieden gefärbt, so decken sich die ihnen entsprechenden verschiedenfarbigen Zerstreuungskreise, und an der Netzhautstelle, welche von beiden Farben eingenommen, entsteht eine Mischfarbe, daher auch die entsprechende Mischempfindung, deren Qualität wir eben fälschlich dem zu Grunde liegenden Bilde vindicirten. Es ist von Interesse, die Grösse der Zerstreuungskreise zu berechnen, welche bei gegebener Entfernung der Netzhaut von der Linse und dadurch bekannter Entfernung des Leuchtpunktes, dessen conjugirter Vereinigungspunkt auf die Netzhaut fallen muss, von jedem in bestimmter grösserer oder geringerer Entfernung vom Auge gelegenen Punkt auf der Netzhaut entworfen werden müssen. LISTING[1] hat diese Berechnung ausgeführt, und derselben sein schematisches Auge, bei welchem also auf die Netzhaut der hintere Brennpunkt, d. i. der Vereinigungspunkt paralleler Strahlen fällt, zu Grunde gelegt. Er fand dann folgende Durchmesser der Zerstreuungskreise für die zugehörigen Abstände der Leuchtpunkte:

Abstand des Leuchtpunktes.	Abstand des Vereinigungspunktes vom hinteren Brennpunkt (Retina).	Durchmesser der Zerstreuungskreise.
∞	0 Mm.	0 Mm.
65 Meter	0,005 „	0,0011 „
25 „	0,012 „	0,0027 „
12 „	0,025 „	0,0056 „
6 „	0,050 „	0,0112 „
3 „	0,100 „	0,0222 „
1,500 „	0,20 „	0,0443 „
0,750 „	0,40 „	0,0825 „
0,375 „	0,80 „	0,1616 „
0,188 „	1,60 „	0,3122 „
0,094 „	3,20 „	0,5768 „
0,088 „	3,42 „	0,6484 „

Es geht aus diesen Zahlen hervor, dass der Durchmesser der Zerstreuungskreise mit der Annäherung des unendlich fernen Leuchtpunktes im Anfange ausserordentlich langsam wächst, später dagegen in grösserer

Nähe des Auges die Zunahme schon bei geringerer Verrückung des Leuchtpunktes weit beträchtlicher ist. Bei der enormen Verrückung des Leuchtpunktes aus unendlicher Ferne bis auf 65 Meter Abstand vom Auge rückt der Vereinigungspunkt aus dem Brennpunkt, d. h. der Retina, nur um 0,005 Mm. nach rückwärts, während später, wenn der Leuchtpunkt aus 188 Mm. Entfernung auf 92 Mm. vorrückt, der Vereinigungspunkt sich um 1,60 Mm. verschiebt und bereits 3,20 Mm. hinter die Netzhaut fällt.

Aus den angeführten physikalischen Thatsachen und Gesetzen ergiebt sich demnach mit Gewissheit, dass unsere Augen niemals gleichzeitig zwei Objecte, welche in verschiedenen Entfernungen vom Auge hintereinander liegen, gleich deutlich wahrnehmen können, sondern, wenn das vordere deutlich erscheint, das Bild des hinteren verwaschen, undeutlich werden muss, und umgekehrt. Da nun aber die tägliche Erfahrung lehrt, dass ein gesundes Auge Objecte, welche in der verschiedensten Entfernung vom Auge liegen, nacheinander vollständig scharf wahrnehmen kann, einen 10 Zoll vor das Auge gehaltenen Finger so scharf, als einen 100 Fuss entfernten Baum, so folgt hieraus mit Gewissheit, dass das Auge die Fähigkeit haben muss, willkührlich bei Betrachtung von Gegenständen in jeder beliebigen Entfernung für jeden sich so einzurichten, dass die von ihm ausgegangenen Strahlen gerade in der empfindlichen Ebene der Netzhaut zur Vereinigung kommen; sei es nun, dass es diese Einrichtung durch ein Vor- und Zurückschieben der Retina nach Art der matten Glastafel der *camera obscura*, oder durch Veränderungen im dioptrischen Apparat, welcher für nähere Objecte stärker brechend gemacht werden müsste, bewerkstelligt. Diese Fähigkeit des Auges, sich für das deutliche Sehen, dessen unerlässliche Bedingung die Vereinigung der Strahlen in der Netzhaut selbst ist, einzurichten, zu adaptiren, oder zu accommodiren, bezeichnet man mit einem Wort als Anpassungs- oder Accommodationsvermögen des Auges. Wir haben nun zunächst sichere Beweise für das Vorhandensein dieses Vermögens beizubringen, und sodann die schwierige Frage zu erörtern, in welchen Veränderungen die Einrichtung für Nähe und Ferne besteht, welches der Mechanismus der Accommodation ist.

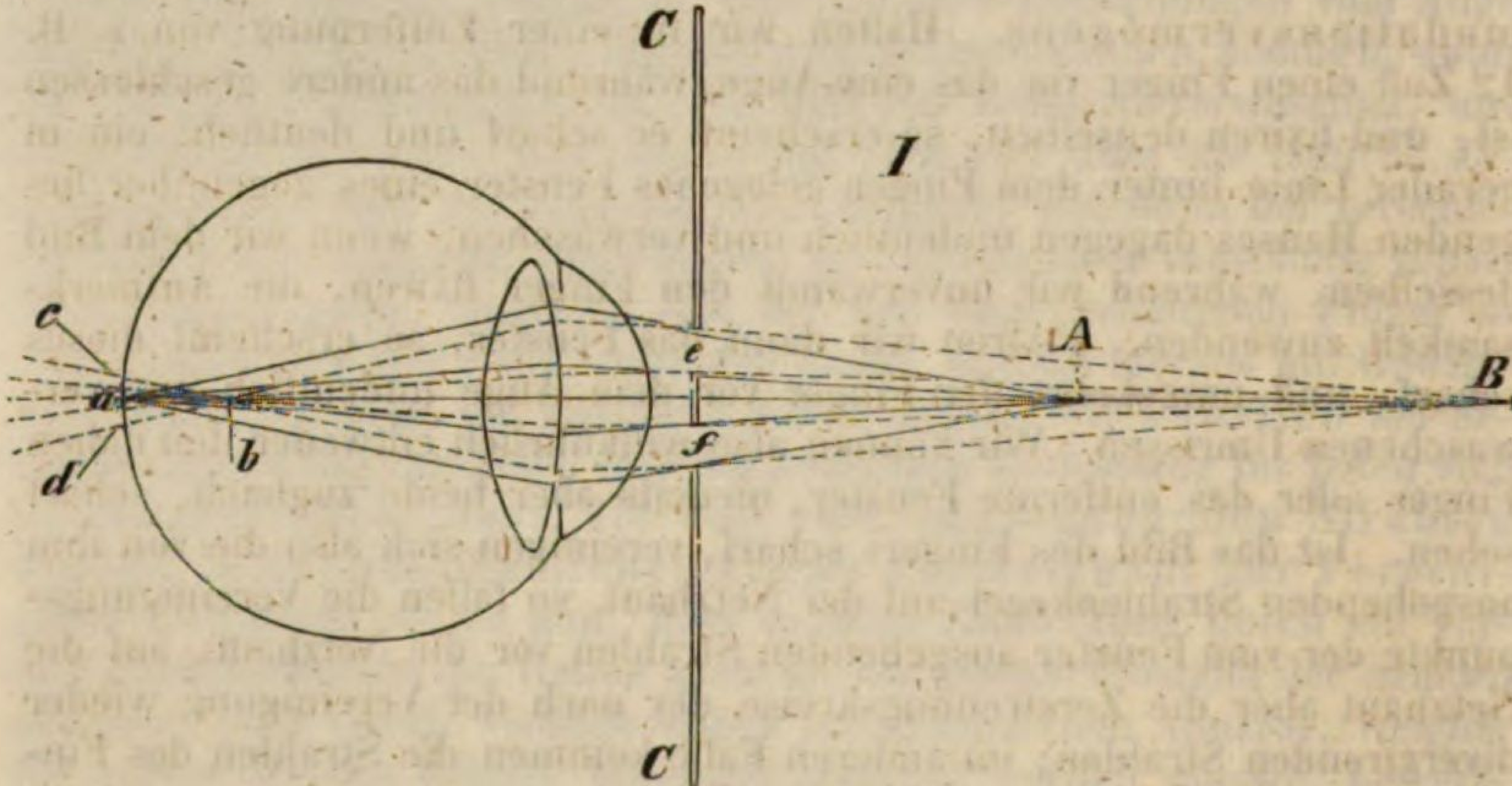
Unbegreiflicher Weise haben einige namhafte Physiologen, vor Allen Treviranus und Magendie,[2] das Vorhandensein und die Nothwendigkeit von Accommodationsveränderungen gänzlich in Abrede gestellt, und dem in Form und relativer Lage seiner Theile unveränderlichen dioptrischen System des Auges das Vermögen vindicirt, Strahlen aus jeder beliebigen Entfernung gerade auf der Netzhaut zu vereinigen. Es ist leicht, diesen Irrthum zur Evidenz zu widerlegen; eine Betrachtung der Art und Weise, wie Magendie und Haldat zu ihrer Ansicht gelangt sind, zeigt dieselbe ohne Weiteres in ihrer Haltlosigkeit. Wir haben schon gesehen, dass man an den herauspräparirten Augen frisch getödteter weisser Kaninchen durch die Sclerotica hindurch das Netzhautbildchen vor dem Auge gelegener Objecte wahrnehmen kann; Magendie will dieses Bild für ferne

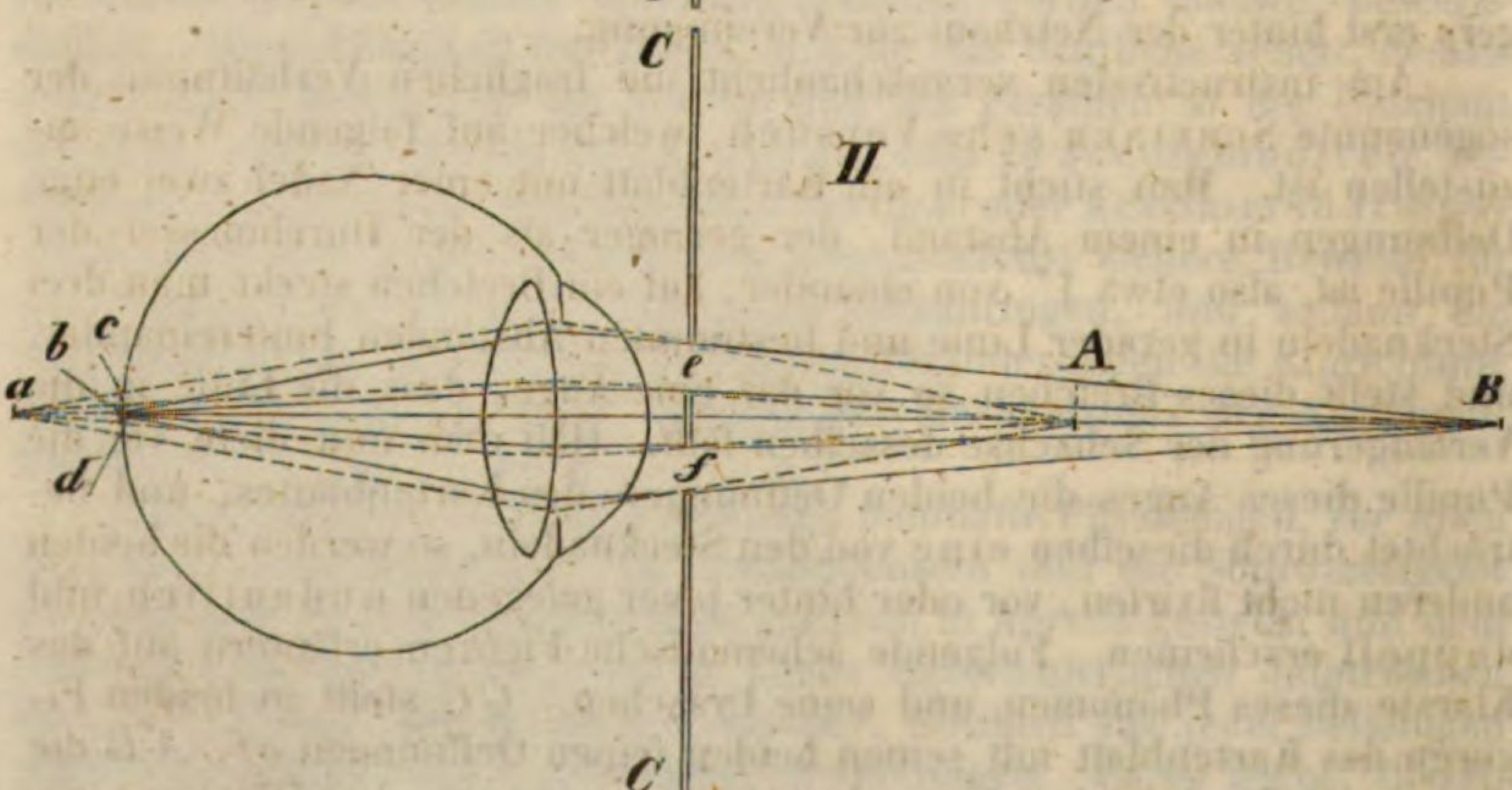
und nahe Objecte gleich deutlich und scharf gefunden haben. VOLKMANN[3] hat das Rohe dieses Arguments genügend beleuchtet; hätte MAGENDIE das Netzhautbildchen mit beträchtlichen Vergrösserungen untersucht, so würde er sich wie VOLKMANN von der Gegenwart der Zerstreuungskreise, die uns am Unzweideutigsten das Netzhautbild im eigenen Auge lehrt, überzeugt haben.[4] TREVIRANUS, welcher die Entbehrlichkeit der Accommodationsveränderungen aus dem geschichteten Bau der Linse theoretisch zu beweisen suchte, ist, wie VOLKMANN berichtet, durch verfehlte Benutzung mathematischer Formeln zu falschen Resultaten gekommen.

Folgende einfache, jeden Augenblick anzustellende Versuche zeigen sowohl die Nothwendigkeit, als das Vorhandensein des Accommodationsvermögens. Halten wir in einer Entfernung von z. B. 12 Zoll einen Finger vor das eine Auge, während das andere geschlossen ist, und fixiren denselben, so erscheint er scharf und deutlich, ein in gerader Linie hinter dem Finger gelegenes Fenster eines gegenüber liegenden Hauses dagegen undeutlich und verwaschen, wenn wir dem Bild desselben, während wir unverwandt den Finger fixiren, die Aufmerksamkeit zuwenden. Fixiren wir dann das Fenster, so erscheint dieses scharf, und umgekehrt der Finger vor dem Auge undeutlich mit verwaschenen Umrissen. Wir können also willkührlich entweder den nahen Finger oder das entfernte Fenster, niemals aber beide zugleich, scharf sehen. Ist das Bild des Fingers scharf, vereinigen sich also die von ihm ausgehenden Strahlenkegel auf der Netzhaut, so fallen die Vereinigungspunkte der vom Fenster ausgehenden Strahlen vor die Netzhaut, auf die Netzhaut aber die Zerstreuungskreise der nach der Vereinigung wieder divergirenden Strahlen; im anderen Falle kommen die Strahlen des Fingers erst hinter der Netzhaut zur Vereinigung.

Am instructivsten veranschaulicht die fraglichen Verhältnisse der sogenannte SCHEINER'sche Versuch, welcher auf folgende Weise anzustellen ist. Man sticht in ein Kartenblatt mit einer Nadel zwei enge Oeffnungen in einem Abstand, der geringer als der Durchmesser der Pupille ist, also etwa 1‴ von einander; auf ein Bretchen steckt man drei Stecknadeln in gerader Linie und bestimmten Abständen hintereinander, und stellt dieses Bretchen so vor das eine Auge, dass die Linie in die Verlängerung der Sehachse desselben fällt. Hält man nun dicht vor die Pupille dieses Auges die beiden Oeffnungen des Kartenblattes, und betrachtet durch dieselben eine von den Stecknadeln, so werden die beiden anderen nicht fixirten, vor oder hinter jener gelegenen undeutlich und doppelt erscheinen. Folgende schematische Figuren erläutern auf das Klarste dieses Phänomen und seine Ursachen. CC stellt in beiden Figuren das Kartenblatt mit seinen beiden feinen Oeffnungen ef, AB die beiden auf der Sehachse hintereinander gelegenen Stecknadeln vor, von denen jede (durch die beiden Oeffnungen des Kartenblattes) je zwei Bündel von Strahlen in das Auge schickt. In *Fig.* I ist der Fall dargestellt, wo die vordere der Nadeln A fixirt wird, wo also das Auge sich so einrichtet, dass der Vereinigungspunkt a der von ihr ausgehenden Strahlen gerade in die Ebene der Netzhaut fällt. Nach dioptrischen

Gesetzen muss daher der Vereinigungspunkt *b* der von der entfernteren Nadel *B* ausgehenden Strahlen vor die Netzhaut fallen. Die beiden durch *e* und *f* gegangenen Büschel kreuzen sich demnach in *b*, und gehen nach der Kreuzung divergirend weiter, der durch *e* gegangene trifft die Netzhaut in *d* mit divergirenden Strahlen, also mit einem Zerstreuungskreis, während der durch *f* gegangene Strahlenbüschel in *c* seinen entsprechenden Zerstreuungskreis bildet. Daraus folgt nothwendig, dass wir von der fixirten Nadel *A* ein scharfes, von *B* dagegen zwei zu beiden Seiten von *a* gelegene undeutliche Bilder wahrnehmen müssen.





Umgekehrt verhält es sich, wenn wir, wie in *Fig.* II dargestellt ist, die hintere Nadel *B* fixiren, den Vereinigungspunkt *b* ihrer durch *e* und *f* gegangenen Strahlenbüschel, also in die Ebene der Retina bringen. Es muss dann der Vereinigungspunkt *a* der Strahlen der näheren Nadel *A*

hinter die Netzhaut fallen, jeder der beiden Strahlenbüschel trifft daher für sich mit convergirenden Strahlen die Netzhaut, und bildet daher einen Zerstreuungskreis, der durch *e* gegangene in *c*, der durch *f* gegangene in *d*; wir sehen also von *a* zwei undeutliche Bilder, welche symmetrisch zu dem scharfen Bild von *B* liegen. Verschliessen wir während des Versuches eines der beiden Kartenblattlöcher, z. B. *e*, so wird jedesmal eines der undeutlichen Doppelbilder der nicht fixirten Nadel wegfallen, und zwar wie sich aus den Figuren von selbst ergiebt, in I dasjenige, welches sich auf der entgegengesetzten Seite, wie das verschlossene Loch befindet, also *d*, in II dagegen das auf derselben Seite in *c* liegende. Letztere Verhältnisse lassen sich nach Czermak besonders anschaulich machen, wenn man vor beiden Oeffnungen des Kartenblattes verschiedenfarbige Gläser anbringt. Endlich liefert, wie bereits oben angedeutet, der Augenspiegel den directesten unzweideutigsten Beweis für die Nothwendigkeit und die Existenz von Adaptionsveränderungen. Mit dem Instrument von Helmholtz, welches wir oben beschrieben haben, kann man ohne Schwierigkeit wahrnehmen, dass, wenn zugleich die Bilder von Objecten in verschiedener Entfernung auf der Retina sichtbar sind, immer nur eines und dasjenige, welches das Auge fixirt, deutlich und scharf erscheint, die übrigen dagegen undeutlich mit Zerstreuungskreisen, um so mehr, je beträchtlicher die Differenz der Entfernungen.

Wir müssen hier der Erörterung der Accommodationsveränderungen selbst nothwendig einige wichtige Punkte vorausschicken. Zunächst ist hervorzuheben, dass eine absolute Schärfe des Bildes, eine punktförmige Vereinigung der Strahlen eines Leuchtpunktes im strengsten mathematischen Sinne, im Auge zum scharfen Sehen nicht unumgänglich erforderlich ist, abgesehen davon, dass sie, wie schon Sturm ermittelt hat, in Folge der nicht sphärischen Form der brechenden Apparate überhaupt nicht möglich ist. Fick schliesst aus einem bereits oben erörterten Phänomen, dass die Brennpunkte der von horizontalen Linien kommenden Strahlen hinter den der von verticalen Linien ausgehenden Strahlen liegen; das gesunde Auge accommodirt sich nach Fick für die Strahlen der horizontalen Linien, so dass also von den in gleicher Ebene liegenden verticalen Linien stets Zerstreuungskreise gebildet werden müssten. Es können vollkommen scharfe Objectbilder auch bei Gegenwart von Zerstreuungskreisen wahrgenommen werden, sobald dieselben nur eine gewisse Durchmessergrösse nicht überschreiten. Diese Grösse ist anatomisch gegeben, und zwar durch die Grösse der Empfindungselemente der Retina. Wir haben bereits in der Einleitung zum Gesichtssinn auseinandergesetzt, dass wir uns die Netzhaut zur Erklärung der räumlichen Gesichtswahrnehmungen nothwendig als eine Mosaik nebeneinander regelmässig angeordneter Empfindungselemente vorstellen müssen, dass aber eine solche Mosaik wirklich vorhanden sei, die Schicht der Zapfen und Stäbchen dieselbe vorstelle, was erst unten näher zu beweisen sein wird. Betrachten wir also die Zapfen als die Empfindungselemente, d. h. nehmen wir an, dass zwei auf verschiedene Zapfen treffende Lichteindrücke zwei gesonderte Empfindungen, alle auf denselben

Zapfen treffende aber stets nur eine einfache Empfindung veranlassen, so ist klar, dass zwei Leuchtpunkte nur dann als zwei gesonderte wahrgenommen werden, wenn ihre Vereinigungspunkte zwei verschiedene Zapfen treffen, dass es aber der Schärfe der Wahrnehmung, die ja nur auf der Anzahl der in gegebenem Raum unterscheidbaren Punkte beruht, keinen Eintrag thut, ob jene Vereinigungspunkte wirklich vollkommen punktförmig sind, oder jeder einen Zerstreuungskreis in seinem Zapfen bildet, so lange dieser Kreis den Durchmesser des Zapfens nicht überschreitet, nicht auf den Nachbarzapfen übergreift. Nothwendig zum deutlichen Sehen ist daher nur die Reduction der Zerstreuungskreise auf die dem endlichen Durchmesser der Empfindungselemente gleiche Grösse, eine weitere Verkleinerung bis zum mathematischen Punkt kann die Schärfe der Wahrnehmung nicht mehr erhöhen. Der Spielraum, welcher hierdurch für das deutliche Sehen bei gleichem Adaptionszustand des Auges gewonnen ist, kommt uns beim Beobachten entfernterer Objecte wohl zu Statten. Betrachten wir einen entfernten Baum z. B., so sehen wir nicht etwa blos die Blätter und Aeste auf einmal deutlich, die genau in einer Ebene liegen, sondern ohne merklichen Unterschied der Schärfe gleichzeitig die vordersten und hintersten deutlich. Aus LISTING's Zahlen (pag. 747) geht hervor, dass ein für unendliche Ferne accommodirtes Auge ohne Accommodationsveränderung alle zwischen unendlicher Ferne und 65 Meter Abstand vom Auge gelegenen Objecte gleich deutlich wahrnimmt, da bei letzterem Abstand die Zerstreuungskreise erst den geringen noch immer nicht in Betracht kommenden Durchmesser von 0,0011 Mm. erreicht haben. Der Durchmesser eines Zapfens am gelben Fleck beträgt nach KOELLIKER's Messungen immer noch über das Dreifache dieser Grösse 0,002—0,003 Linien; selbst der Durchmesser eines Stäbchens ist noch beträchtlicher : 0,0008‴. Ein Zerstreuungskreis von 0,0011 Mm. Durchmesser ist immer noch geringer, als die Grösse des Bildes der kleinsten noch gesondert wahrnehmbaren Objecte, welche nach VOLKMANN's und HUECK's directen Messungen einem Sehwinkel (s. unten) von 1/4 Bogenminute entsprechen. Ferner ist ein gewisser Spielraum für die scharfe Wahrnehmung ohne Accommodationsveränderung dadurch gegeben, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die empfindende Fläche der Retina nicht eine Ebene im strengsten Sinne ist, sondern eine gewisse Tiefe besitzt. Halten wir uns wiederum vorläufig an die Stäbchen- und Zapfenschicht, so ist sehr wahrscheinlich, dass ein Bild mit derselben Schärfe wahrgenommen wird, wenn es in eine Ebene fällt, die durch die inneren Enden jener Elemente gelegt wird, als wenn die Brennebene in die äusseren Theile der JACOB'schen Membran fällt. In ersterem Falle werden die nach der Vereinigung divergirend weiter gehenden Strahlen schon darum das deutliche Sehen nicht etwa durch Uebertreten in andere Empfindungselemente stören, weil sie nach BRUECKE's scharfsinniger Theorie durch totale Reflexion an diesem störenden Uebertritt gehindert werden.

Aus den vorhergehenden Erörterungen folgt, dass das Auge niemals blos für einen einzigen Punkt, sondern für eine Reihe von hinter

einander liegenden Punkten accommodirt ist, welche alle gleich scharf bei gleichem Accommodationszustand wahrgenommen werden. Eine solche Punktreihe nennt Czermak,[5] der diese Verhältnisse neuerdings einer gründlichen Erörterung unterworfen hat, eine Accommodationslinie (im engeren Sinne), während er denjenigen Punkt der Reihe, für welchen das Auge eigentlich optisch eingerichtet ist, als Accommodationspunkt bezeichnet. Stellt nun z. B. die einfache Linie *ab* eine solche Accommodationslinie dar, werden also alle zwischen *ab* gelegenen Punkte gleichzeitig gleich scharf wahrgenommen, so werden alle Objecte, die diesseits *b* und jenseits *a* liegen, undeutlich wahrgenommen, und zwar wächst die Undeutlichkeit in einem bestimmten Verhältniss mit der Entfernung des Objectes von *a* und *b*, welches Verhältniss man graphisch durch Spaltung der Linie *ab* in zwei divergirende Linien diesseits *b* und jenseits *a* darstellen kann, wie die Figur zeigt. Das Verhältniss der Undeutlichkeit zweier in *c* und *d* gelegener Objecte wird ausgedrückt durch das Verhältniss der Breite des von beiden divergirenden Linien eingeschlossenen Raumes an den betreffenden Stellen. Eine solche graphische Darstellung der verhältnissmässigen Deutlichkeit einer unendlichen Reihe hintereinander gelegener Objecte bei gegebenem Accommodationszustand nennt Czermak eine Accommodationslinie im weiteren Sinne. Es leuchtet ein, dass diese Linie sich für jeden Accommodationszustand anders gestalten muss. Die einfache Linie *ab* muss nothwendig um so länger werden, auf je grössere Fernen das Auge accommodirt ist; haben wir das Auge für unendliche Ferne accommodirt, so erstreckt sich nach Listing die Linie *ab* von einem Punkte, der 65 Meter vom Auge absteht, bis in die unendliche Ferne, in welcher *a* liegt, wenn das Auge sich auf der Seite von *b* befindet. Aus dem Gesetz, dass die Zerstreuungskreise in grösserer Nähe des Auges mit der Entfernung des Objectes vom Accommodationspunkt unverhältnissmässig rascher zunehmen, als in grösserem Abstand vom Auge, folgt ferner, dass der Accommodationspunkt in Czermak's Sinne nicht in der Mitte von *ab*, sondern näher nach der Seite des Auges, nach *b* zu, also z. B. in *e* liegen muss; dass ferner die Divergenz der beiden Spaltungslinien diesseits von *b* nach dem Auge zu weit beträchtlicher sein muss, als jenseits *a*. Man kann eine solche Czermak'sche Accommodationslinie im weiteren Sinne jeden Augenblick in Wirklichkeit sehen durch folgenden einfachen Versuch. Spannt man vor einem Auge in der Richtung der optischen Achse einen langen dünnen Faden aus, und fixirt einen beliebigen Punkt seiner Länge, so erscheint der ganze Faden genau so, wie obige Figur. Man sieht eine Strecke des Fadens diesseits und jenseits des fixirten Punktes (*e*) vollkommen deutlich, linienförmig (*ab*); jenseits und diesseits dieser Strecke erscheint der Faden allmälig breiter werdend und undeutlich. Mit der Verschiebung des Fixationspunktes



verschiebt sich auch die scharf sichtbare Strecke, und zwar verlängert sie sich, wenn man einen entfernteren Punkt fixirt und verkürzt sich im umgekehrten Falle. Es geht hieraus hervor, dass beim Sehen in kürzeren Entfernungen Accommodationsveränderungen viel wichtiger für das scharfe Sehen und in viel grösserem Maassstabe nothwendig sind, als beim Sehen in grösseren Entfernungen.[6]

Es fragt sich nun, in welchem Sinne eine active Accommodationsveränderung im Auge nothwendig ist, d. h. ob im ruhenden Zustande dasselbe für ferne oder nahe Objecte eingerichtet, und daher die fragliche Veränderung für das Nahesehen oder für das Fernesehen eintreten muss. Volkmann,[7] welcher früher dem ruhenden Auge eine Einrichtung für eine mittlere Entfernung zuschrieb, und daher active Veränderungen für die Einstellung auf ferne und nahe Gegenstände voraussetzte, hat später seine Ansicht geändert, und das ruhende Auge als für die Ferne accommodirt angenommen. Entscheidend spricht dafür folgender Versuch. Betrachtet man, wie beim Scheiner'schen Versuch, durch die zwei Oeffnungen eines Kartenblattes einen in der Verlängerung der optischen Achse ausgespannten Faden, und fixirt einen Punkt desselben, so erscheint der Faden an diesem Punkt einfach, jenseits und diesseits dagegen doppelt, so dass der Anschein von zwei unter spitzem Winkel sich kreuzenden Faden entsteht. Schliesst man nun das Auge, so findet man nach dem Oeffnen den Kreuzungspunkt, also die Stelle, für welche das Auge accommodirt ist, stets an einer bestimmten Stelle; durch willkührliche Anstrengung kann man nun diesen Kreuzungspunkt dem Auge viel näher rücken, ihn aber nicht weiter vom Auge entfernen. Hieraus schliesst Volkmann mit Recht, dass es nur eine einseitige Accommodationsthätigkeit giebt, deren Erfolg der ist, dass Strahlen, welche bei dem ruhenden Auge erst hinter der Netzhaut zur Vereinigung kommen, auf dieser selbst zur Vereinigung gebracht werden. Ist das Auge activ für ein nahes Object accommodirt, und soll für ein entfernteres eingerichtet werden, so geschieht dies nur durch ein Nachlassen jener activen Anstrengung in dem erforderlichen Grade.

Kein Auge ist im Stande, sich für alle möglichen Entfernungen der Leuchtobjecte von der unmittelbaren Nähe der Hornhaut bis zur unendlichen Ferne zu accommodiren. Es giebt für jedes Auge einen Gränzabstand, über welchen hinaus ein Object nicht weiter genähert werden kann, und einen zweiten Gränzpunkt, über welchen hinaus es nicht weiter entfernt werden kann, ohne undeutlich zu werden; mit anderen Worten: Strahlen, welche von einem diesseits des ersteren oder einem jenseits des letzteren gelegenen Punkte divergirend ausgehen, können von dem Auge nicht mehr zur Vereinigung auf der empfindenden Netzhautfläche gebracht werden. Die von zu nahen Objecten ausgehenden Strahlen kommen trotz grösstmöglicher Accommodationsanstrengung erst hinter der Netzhaut, die von zu fernen ausgehenden schon vor der Netzhaut zur Vereinigung. Man bezeichnet diese beiden Gränzpunkte als den Nahepunkt und den Fernpunkt; der Abstand zwischen beiden, also der Raum, innerhalb welches ein Object an jeder Stelle deutlich

gesehen werden kann, heisst die **deutliche Sehweite.**[8] Der Abstand der beiden Gränzpunkte vom Scheitel der Hornhaut und ihre gegenseitige Entfernung sind bei verschiedenen Personen verschiedene Grössen; man bestimmt dieselben mittelst eines einfachen, auf dem SCHEINER'schen Versuch beruhenden Verfahrens auf die schon angedeutete Weise. Man lässt das zu untersuchende Auge eine Nadelspitze (oder ein Haar) durch die Oeffnungen des Kartenblattes betrachten, während dieselbe auf der Verlängerungslinie der optischen Achse aus der unmittelbaren Nähe der Hornhaut allmälig mehr und mehr vom Auge entfernt wird. Die Nadel erscheint Anfangs trotz aller Accomodationsanstrengung doppelt, weil ihre Strahlen hinter der Retina sich vereinigen, wird dann an einem bestimmten Punkt einfach und deutlich, dies ist der Nahepunkt; sie bleibt dann eine geringere oder grössere Strecke lang einfach, die gemessene Länge dieser Strecke giebt den Umfang der deutlichen Sehweite; an ihrer Gränze liegt der Punkt, von dem aus die Nadel wieder doppelt und undeutlich erscheint und bei weiterer Verschiebung bleibt, der Fernpunkt. Verschiedene Instrumente, **Optometer**, sind auf dieses Verfahren gegründet.

Allgemein gültige Mittelwerthe für die Sehweite sind der grossen Differenzen bei einzelnen Augen wegen nicht füglich aufzustellen. Bei ganz normalen Augen rückt der Fernpunkt sehr weit hinaus, in seltenen Fällen so weit, dass bei keiner Entfernung ein Doppelbild entsteht, während zugleich das Accommodationsvermögen in dem Grade ausgebildet ist, dass der Nahepunkt nur etwa 4 Zoll vom Hornhautscheitel absteht, die Sehweite also von diesem Punkte bis in unendliche Ferne sich erstreckt. Bei der Mehrzahl der Personen findet man indessen bei geringem Abstand des Nahepunktes auch den Fernpunkt nahe an letzteren gerückt (**Kurzsichtigkeit**), oder bei weitem Abstand des Fernpunktes, auch den Nahepunkt weit vom Auge abstehend (**Weitsichtigkeit**). In ersterem Falle steht also die Retina bleibend weiter hinter der Linse, oder die dioptrischen Medien haben ein stärkeres Brechungsvermögen, in letzterem Falle ist das Accommodationsvermögen nur in geringem Grade vorhanden. Kurzsichtigkeit entsteht am häufigsten bei anhaltendem angestrengten Betrachten naher Objecte, bei mangelnder Uebung im Fernsehen, wahrscheinlich weil die fragliche Veränderung, in welcher die Accommodation besteht, allmälig eine bleibende wird; Weitsichtigkeit dagegen am häufigsten bei lange fortgesetzter Betrachtung ferner Objecte, bei mangelnder Uebung in der Einrichtung für die Nähe, wahrscheinlich, weil die musculösen Apparate, auf deren Thätigkeit, wie wir sehen werden, die Accommodation beruht, bei längerer Unthätigkeit allmälig ebenso an Kraft verlieren, wie andere unthätige Muskeln des Körpers, während bei geübten Muskeln mit der Masse, die Kraft zunimmt. Kurzsichtigkeit ist daher das gewöhnliche Schicksal Gelehrter, Kupferstecher u. s. w., Weitsichtigkeit dagegen stellt sich besonders bei Jägern ein. Im höheren Alter rückt der Nahepunkt des Auges in der Regel weiter hinaus, es tritt Weitsichtigkeit ein; zum Theil vielleicht durch auf Atrophie beruhende Formveränderungen des Auges, zum Theil durch die mit dem Alter ab-

nehmende Muskelkraft bedingt. Aus dem lähmenden Einfluss der narkotischen Stoffe auf die motorischen Nerven erklärt sich auch die auffallende Herabsetzung des Accommodationsvermögens, also die Verrückung des Nahepunktes vom Auge weg, durch Belladonna, bei äusserlicher Application derselben auf die Conjunctiva. In vielen Fällen lässt sich die durch Angewöhnung entstandene Kurzsichtigkeit und Weitsichtigkeit, besonders letztere, verbessern, indem der Kurzsichtige mit Unterlassung anhaltender Accommodationsanstrengungen sich im Beobachten entfernter Objecte übt, der Weitsichtige umgedreht die accommodirenden Muskelapparate durch fleissige Beobachtung naher Objecte übt. Gewöhnlich gebraucht man als Correctionsmittel Concav- oder Convexlinsen, Brillen, deren Wirkung auf folgenden einfachen optischen Thatsachen beruht. Bei Kurzsichtigen fällt das Bild aller Objecte, welche jenseits des zu nahe an das Auge gerückten Fernpunktes liegen, vor die Netzhaut. Um den Vereinigungspunkt solcher im Auge zu stark convergirender Strahlenbüschel auf die Netzhaut selbst zu bringen, hält man vor das Auge eine Concavlinse, welche nach bekannten dioptrischen Gesetzen divergirende Strahlen bei ihrem Durchgange so ablenkt, dass sie diesseits der Linse stärker divergirend weiter gehen, als ob sie von einem näher an der Linse, als das wirkliche Object, gelegenen Punkt ausgegangen wären. Stärker divergirende Strahlen werden nothwendig im Auge weniger convergiren, ihr Vereinigungspunkt also weiter nach hinten, und bei passendem Krümmungshalbmesser der Concavlinse gerade in die Ebene der Netzhaut rücken. Bei Weitsichtigen dagegen fällt das Bild aller diesseits des zu weit abstehenden Nahepunktes liegenden Objecte hinter die Retina, weil die Strahlen im Auge zu wenig convergiren. Eine vor das Auge gebrachte Sammellinse wird die von einem nahen Object ausgehenden zu stark divergirenden Strahlen weniger divergirend machen, so dass sie im Auge stärker convergirend werden, ihr Vereinigungspunkt demnach bei passender Krümmung der Linse auf die Netzhaut vorrückt. Eine speciellere Erörterung dieser optischen Correctionsmittel gehört in die Ophthalmologie.

[1] Listing a. a. O. pag. 499. — [2] Treviranus, *über die blätterige Textur der Krystalllinse des Auges*, Bremen 1835. — [3] Volkmann a. a. O. pag. 299. — [4] Gerling, Poggendorf's *Annal.* 1839, pag. 243, hat die Netzhautbilder unter Benutzung schwacher Vergrösserungen untersucht, und nicht allein die verschiedene Deutlichkeit derselben bei verschiedenem Abstand der Objecte vom Auge bestimmt wahrgenommen, sondern auch aus der Parallaxe der Bilder den Abstand des Focus von der Netzhaut berechnet. Noch genauere directe Beobachtungen hat Cramer (s. d. folg. §.) an dem Auge eines Kindes kurz nach dem Tode angestellt. Es wurde von demselben auf der Hinterseite Sclerotica, Chorioidea und Retina wegpräparirt, und das auf der Hinterseite des Glaskörpers (durch Reflexion von einem Spiegel) entworfene Bild unter dem Mikroskop bei 80maliger Vergrösserung betrachtet. Um nicht durch das eigene Accommodationsvermögen beirrt zu werden, legte Cramer ein Haar auf das Auge, an dessen Undeutlichwerden jede Veränderung des Accommodationszustandes erkannt wurde. Es ergab sich, dass zur deutlichen Wahrnehmung der Bilder eine andere Einstellung des Focus nöthig war, wenn das Bild von entfernten Häusern als wenn es von einer nahen Nadel herrührte. Wenn Engel (*Prag. Vrtljhrsschr.* 1850, Bd. I. pag. 167) fand, dass eine Krystalllinse Bilder von Gegenständen, die 7 Zoll vom Auge abstehen, fast gleich deutlich, wie solche von 216 Zoll Abstand zeigt, so liegt dies, wie Mayer (ebendas. Bd. IV. Beilage) gezeigt hat, an der kurzen Focaldistanz der isolirten Linse, gilt aber nicht für das zusammengesetzte

dioptrische System mit grösserer Brennweite. — [5] Czermak, *physiologische Studien*, I. §. 1. (Abgedruckt aus den *Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien* 1854, Bd. XII. pag. 322.) — [6] Ein anderer von Czermak angegebener instructiver Versuch ist folgender: Man macht auf eine Glasplatte einen schwarzen Punkt, und hält dieselbe vor eine Druckschrift. Nähert man nun das Auge der Glasplatte so weit, als man, ohne dass der Punkt undeutlich wird, kann, so kann man abwechselnd die Schrift und abwechselnd den Punkt scharf sehen, während das andere nicht fixirte Object undeutlich wird. Entfernt man sich nun mit dem Auge weiter und weiter von der Glasplatte, so wird die Undeutlichkeit des nicht fixirten Objectes immer geringer, bis endlich bei einer gewissen Entfernung des Auges Schrift und Punkt gleichzeitig gleich scharf gesehen werden; beide liegen dann in ein und derselben Accommodationslinie, *ab* der obigen Figur. Je weiter die Druckschrift von der Glasplatte absteht, desto weiter muss natürlich das Auge sich entfernen, um beide gleichzeitig scharf zu sehen. — [7] Volkmann a. a. O. pag. 300.— [8] Man unterscheidet noch unter dem Namen mittlere Sehweite, oder Sehweite schlechthin, diejenige Entfernung vom Auge, in welcher dasselbe kleine Gegenstände, wie Druckschrift, noch deutlich erkennt. Begreiflicher Weise kann von einer constanten Grösse dieses Werthes keine Rede sein; da indessen die Zugrundelegung einer bestimmten Sehweite, z. B. für die Berechnung der vergrössernden Kraft eines Mikroskops nothwendig ist, kommt es darauf an, ein allgemein gültiges Maass conventionell festzustellen, was indessen noch immer nicht geschehen ist. Manche Optiker legen den Vergrösserungsangaben für ihre Mikroskope eine Sehweite von 8 Par. Zoll, andere von 10 Zoll, andere von 25 Cm. zu Grunde. Je grösser die Sehweite angenommen wird, desto beträchtlicher fällt der Werth für die Vergrösserung, welche eine bestimmte Linsencombination giebt, aus.

§. 232.

Der Accommodationsmechanismus. Wir wenden uns nun zu der Frage, worin die Veränderung im Auge besteht, in Folge deren der Brennpunkt nach vorn gerückt, das Auge also für die Nähe accommodirt, und durch welche Mittel diese Veränderung hervorgebracht wird. Diese Frage ist bis auf die neueste Zeit noch nicht vollständig nach allen Seiten hin beantwortet; bis vor Kurzem besassen wir nichts als eine Unzahl hypothetischer Erklärungen, von welchen keine einzige direct erwiesen, viele aber schon längst widerlegt waren; es giebt keine denkbare Veränderung, keinen denkbaren Apparat, durch welchen die Accommodation möglicher Weise erziélt werden könnte, der nicht zu einer Hypothese verwendet worden wäre. Erst vor Kurzem ist durch Cramer und Helmholtz die wesentliche Accommodationsveränderung selbst durch schlagende Beweise festgestellt worden; auf welche Weise, durch welche Mittel diese Veränderung aber zu Stande kommt, ist noch immer ein Gegenstand des Streites und eben nur auf verschiedenen hypothetischen Wegen zu erklären versucht worden. Als feststehend dürfen wir jetzt so viel annehmen, dass bei der Accommodation des Auges für die Nähe der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche sich vergrössert, ihre Wölbung zunimmt; es ist indessen noch fraglich, erstens, auf welche Weise diese Krümmungsveränderung bewerkstelligt wird, und zweitens, ob auf ihr ausschliesslich die Accommodation beruht.

Wir können den Accommodationshypothesen der früheren Zeit hier nur eine kurze Betrachtung widmen. Von vornherein sind zwei mögliche Wege der Accommodation denkbar, entweder eine Lagenveränderung des auffangenden Retinaschirmes gegen das dioptrische System, ein Zurückschieben desselben bei der Einrichtung für die Nähe, oder bei unbeweglichem Schirm eine Gestalt- oder Lageverän-

derung der brechenden Apparate. Da die Retina für sich nicht verschiebbar ist, so konnte ein Vor- und Zurückweichen derselben gegen die Linse nur durch eine Gestaltveränderung des ganzen Augapfels in der Art gedacht werden, dass seitliche Zusammendrückung des Auges eine Verlängerung der Augenachse und dadurch Entfernung der Retina von der Linse, also Accommodation für die Nähe bewirke, oder dass Zusammendrückung des Augapfels gegen den Hintergrund der Augenhöhle seine Längsachse verkürze, das Auge also für die Ferne accommodire, die entgegengesetzte Accommodation aber auf dem Nachlassen der activen Compression beruhe. Da nun für die willkührlich zu jeder Zeit in jedem beliebigen Grade hervorzurufende Accommodation nur willkührlich contrahirbare Muskelgebilde als Werkzeuge gedacht werden können, wofür nach VOLKMANN noch der Umstand spricht, dass die mit Hülfe des SCHEINER'schen Versuches messbare Zeit, welche eine Accommodationsveränderung in Anspruch nimmt, der Dauer einer Muskelcontraction entsprechen soll, so lag der Gedanke nahe, den äusseren Bewegungswerkzeugen des Auges, den vier geraden und schiefen Muskeln, welche den Augapfel umfassen, die Rolle zuzuschreiben, bei ihrer Contraction eine Gestaltveränderung desselben hervorzubringen. Man hat sich den Mechanismus dieser Wirkung der Augenmuskeln auf verschiedene Weise vorgestellt. Nach der einen Ansicht dienen die Muskeln dazu, bei ihrer Contraction die Augenachse zu verlängern, das Auge also für die Nähe zu accommodiren, nach der anderen sollen sie das Gegentheil, die Verkürzung der Augenachse bewirken, das Auge also für die Ferne einrichten. Den ersteren Vorgang dachte man sich entweder so, dass die vier geraden Muskeln, welche von vier Seiten her dem Bulbus anliegend, bogenförmig von hinten um ihn herumgreifen und an seine vordere Hälfte sich inseriren, bei gleichzeitiger Contraction gerade zu werden sich bestreben, und dabei eine seitliche Compression auf den Bulbus ausüben, durch sie sein Querdurchmesser verkürzt, sein Längsdurchmesser verlängert werde. Oder man glaubte, dass die von zwei Seiten her in der Richtung des Aequators den Augapfel umfassenden *musculi obliqui* bei gleichzeitiger Contraction einen die Augenachse verlängernden Druck ausübten. Nach einer anderen Ansicht sollten die vier geraden Augenmuskeln, welche ihr *punctum fixum* an der hinteren Augenhöhlenwand haben, bei gleichzeitiger Contraction den Augapfel nach hinten zu ziehen sich bestreben; da aber das Fettpolster der Augenhöhle unnachgiebig sei und ein Zurückweichen des Bulbus nicht gestatte, sei die Folge der Muskelwirkung eine Zusammendrückung des Bulbus von vorn nach hinten, so dass sein Querdurchmesser zu-, sein Längsdurchmesser abnehme. Schon bevor die wirklichen Adaptionsveränderungen erkannt waren, hatte man gegen diese Theorien die schlagendsten Einwände gefunden. Einmal ist von mechanischer Seite her jeder der hypothetischen Muskeleffecte anzuzweifeln, am meisten die Verkürzung der Augenachse auf die zuletzt genannte Weise. Abgesehen davon, dass, wie wir oben sahen, eine active Accommodationsveränderung nur für das Nahesehen stattfindet, die in Rede

stehende aber für das Fernsehen bestimmt sein müsste, ist nicht erwiesen, dass das Fettpolster unnachgiebig genug ist, um als fester Stützpunkt für den Augapfel zu dienen, ist ferner nicht einzusehen, wie die Muskeln bei ihrer Verkürzung, durch die sie ihre Bogen abzuflachen streben, doch dieselben durch ihre eigene Kraft mittelbar vergrössern sollen, indem sie den Querdurchmesser des Bulbus vergrössern. Ferner ist ein gewichtiger Einwand gegen jede beliebige Accommodationswirkung der Augenmuskeln der, dass wir unser Auge bei jeder beliebigen Stellung für die Nähe einzurichten vermögen, nicht aber blos beim Geradaussehen, wobei allein eine gleichzeitige gleichmässige Druckwirkung der vier geraden oder der beiden schiefen Muskeln denkbar wäre. Wir werden unten sehen, dass die Accommodation für die Nähe beim gewöhnlichen Sehen mit zwei Augen constant mit einer einseitigen Thätigkeit der *musculi recti interni* verknüpft ist, indem dieselben beide Augen jedesmal so weit nach innen drehen, dass beide Augenachsen sich in dem Object, für welches das Auge accommodirt ist, schneiden. Je näher das Object, desto stärker die Accommodationsanstrengung, desto stärker aber auch die einseitige Thätigkeit der inneren geraden Augenmuskeln. Es ist nun leicht einzusehen, dass bei starker Einwärtsdrehung des Auges durch Verkürzung des *rectus internus*, erstens dieser einen Seitendruck auf den Bulbus nicht ausüben kann, aber ebensowenig auch der *externus*, welcher erschlafft sein muss, wenn überhaupt eine Einwärtsdrehung des Auges zu Stande kommen soll. Analog lässt sich die Unmöglichkeit des Zusammenwirkens der vier geraden Muskeln bei stark nach aussen gedrehten Augen, wobei wir doch der Accommodation fähig sind, nachweisen, ebenso ferner die Unmöglichkeit der combinirten Wirkung der *obliqui*. Weiter aber sprechen eine Anzahl pathologischer Erfahrungen gegen jede Betheiligung der Augenmuskeln an der Accommodation; es sind Fälle beobachtet worden, wo bei Lähmung des *nervus oculomotorius* das Anpassungsvermögen ungeschwächt sich erhalten hat, und andererseits Fälle, wo trotz vollkommen freier Beweglichkeit der Augenmuskeln das Accommodationsvermögen sehr schwach gewesen ist, oder gänzlich gefehlt hat.

Die oben schon angedeutete Thatsache, dass ein bestimmter Accommodationszustand mit einer bestimmten Augenstellung, also mit einer bestimmten Thätigkeit der Augenmuskeln verbunden ist, so dass Veränderung des einen Veränderung des anderen zur Folge zu haben pflegt, hat früher zu der Ansicht Veranlassung gegeben, dass Augenstellung und Accommodation nicht allein in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältniss stehen, sondern auch ihre gemeinschaftlichen Werkzeuge in den Augenmuskeln haben, welches auch die Wirkung der letzteren bei der Accommodation sein möge. Jenes Abhängigkeitsverhältniss ist indessen durch J. Mueller, Volkmann, Donders, Ruete und Czermak[1] genauer studirt worden, und es hat sich ergeben, dass es keineswegs zu dem Schluss, dass die Augenmuskeln die Accommodatoren sind, berechtigt. J. Mueller wies zuerst nach, dass ein bestimmter Accommodationszustand nicht immer und nicht nothwendig mit einer bestimmten Augenstellung, mit

Convergenz der Augenachse in dem fixirten Punkte verbunden sei; er fand, dass, wenn man mit einem Auge nach dem Monde sieht, und dann das andere geschlossene öffnet, die Augenachsen Anfangs nicht im Monde convergiren, sondern ein Doppelbild gesehen wird. Volkmann bestätigte dieses Ergebniss auch bei der Betrachtung naher Gegenstände, ebenso Ruete. Donders zeigte, dass, wenn man mit einem Auge frei, mit dem anderen dagegen durch die grosse Oeffnung einer conischen, am abgewendeten Ende mit einer feinen Oeffnung versehenen Papierdüte nach einer Druckschrift blickt, die Augenachsen ebenfalls nicht auf denselben Buchstaben sich schneiden, und selbst durch Anstrengung nicht zur Convergenz in ihnen gebracht werden können, obwohl beide Augen für die Entfernung des Buches accommodirt sind. Eine grosse Reihe von Versuchen in demselben Sinne hat Czermak angestellt, und sowohl die gesetzmässigen Bedingungen unter welchen, als die Gränzen festzusetzen gesucht, innerhalb welcher bei gleichem Accommodationszustand die Sehachsen vor oder hinter dem Accommodationspunkt zur Kreuzung gebracht werden können.

Volkmann schliesst aus diesen Versuchsresultaten, dass das innige Abhängigkeitsverhältniss zwischen Augenstellung und Accommodation nur ein durch Uebung erworbenes sei, indem jene möglichen Abweichungen beweisen, dass zwei verschiedene Bewegungsapparate vorhanden sein müssen, von denen der eine die Accommodation, der andere die Augenstellung regulirt, beide aber einer gesonderten Thätigkeit fähig sind. Ausserdem folgert Volkmann aus seinen Messungen über die Schnelligkeit der Augenbewegungen im Vergleich mit der Schnelligkeit der Accommodation, dass letztere durch einen Bewegungsapparat von langsamerer Contraction, als die Augenstellung hervorgebracht werde. Czermak, welcher das Vorhandensein zweier verschiedener Bewegungsapparate für beide Vorgänge zugiebt, meint indessen, dass die verbundene Thätigkeit beider nicht eine angewöhnte, sondern durch organischen Zusammenhang der Bewegungscentra bedingt sei. Gleichviel, welche von letzteren beiden Ansichten die richtige ist, so sind doch die angeführten Thatsachen jedenfalls Beweise, dass die Accommodation nicht durch die Contraction der äusseren Augenmuskeln bewirkt wird, wenn dies überhaupt jetzt noch irgend einen Grad von Wahrscheinlichkeit haben könnte. Selbst wenn jenes Abhängigkeitsverhältniss ein ausnahmsloses wäre, läge darin, wie sich schon aus den obigen Erörterungen ergiebt, noch kein Beweis für die Identität der beide Vorgänge bewirkenden Bewegungsapparate.[2]

Beruht also die Accommodation nicht auf einer allgemeinen Formveränderung des Bulbus, und wie aus dem Umstand folgt, dass bei Betrachtung geradeaus und seitlich liegender Objecte sehr verschiedene Combinationen von Muskelwirkungen die Kreuzung der Augenachsen hervorbringen, nicht auf der die Augenstellung regulirenden Muskelaction, so müssen wir uns nach Form- und Lageveränderungen der brechenden Apparate zu ihrer Erklärung umsehen. Es stellen sich uns drei mögliche Veränderungen entgegen: entweder eine Veränderung der Hornhautkrümmung, oder ein Vorrücken und

Zurückrücken der Linse, oder endlich eine Formveränderung der Linse. Was das erstere Mittel, die Veränderung der Hornhautkrümmung betrifft, so wäre daran zu denken, dass eine Vergrösserung des Halbmessers dieser Krümmung den Vereinigungspunkt der Strahlen nach vorn rückte, das Auge also für die Nähe accommodirte. Abgesehen davon, dass kein Apparat vorhanden und denkbar ist, welcher die Form der Hornhaut allein veränderte, sondern nur ein Convexerwerden derselben mit der Verlängerung der Augenachse durch seitliche Compression des Bulbus möglich wäre, ist von SENFF[3] durch directe sorgfältige Messungen des Spiegelbildes der Cornea beim Nahe- und Fernsehen der entscheidende Beweis geliefert worden, dass keine zur Erklärung der Accommodation verwendbare Aenderung des Krümmungshalbmessers der Hornhaut stattfindet.

Was die Krystalllinse betrifft, so hat unter allen Adaptionshypothesen bis auf die neueste Zeit die Ansicht am meisten Geltung erlangt, dass die Accommodation durch eine Lageveränderung und zwar durch ein Vorrücken derselben beim Nahesehen zu Stande gebracht werde, eine Ansicht, als deren hauptsächlicher Autor HUECK[4] zu nennen ist. Ein thatsächlicher sicherer Beweis für das Eintreten einer Linsenverschiebung nach vorn ist nie geliefert worden; die einzige directe, aber, wie wir bald sehen werden, nicht unzweideutige Beobachtung, welche dafür angeführt wird, ist die von HUECK, dass man bei Betrachtung des Auges einer Person im Profil bei der Accommodation desselben für die Nähe die Iris sich nach vorn drängen, stärker in die vordere Augenkammer vorwölben sehe. VOLKMANN will dieses Phänomen nur bei HUECK's Augen, bei keiner anderen Person wahrgenommen haben; wir werden unten sehen, dass sich dasselbe besser von einer Form- als von einer Lagenveränderung der ganzen Linse herleiten lässt. Obgleich also die in Rede stehende Accommodationstheorie jeder ausreichenden Begründung entbehrt, und nur als die noch am meisten plausible Wahrscheinlichkeitstheorie Geltung erlangt hatte, ist es doch nicht uninteressant, deren weitere Ausführungen, insbesondere die mit Aufwand von viel Scharfsinn ausgedachten Mechanismen, durch welche die Linse nach vorn geschoben werden sollte, kennen zu lernen.

Es lässt sich zunächst leicht nachweisen, dass die Verschiebung der Linse, wenn durch sie der ganze Accommodationsumfang eines normalsichtigen Auges erklärt werden soll, keine unbeträchtliche sein kann. HUECK selbst schlug die Grösse der Verschiebung zu 0,7 — 1,7 Mm. an, LISTING,[5] welcher die Accommodation gleichzeitig auf Zurückweichen der Netzhaut und Vorrücken der Linse zurückzuführen versucht hat, schlägt die Grösse der Netzhautverschiebung zu 2,49 Mm., die der Linsenverschiebung zu 1,50 Mm. an. Die Möglichkeit einer Erklärung dieser verhältnissmässig bedeutenden Verrückung der Linse ist an die Beantwortung zweier ausserordentlich schwieriger Fragen geknüpft: Wohin entweicht das incompressible Augenkammerwasser beim Vorrücken der Linse? Und: welche Kräfte und Apparate bewirken die Ortsveränderung mit Ueberwindung der sich entgegenstellenden Widerstände? Was letz-

tere Frage betrifft, so hat man seit der Entdeckung der musculösen Natur des *ligamentum ciliare (tensor chorioideae)* besonders in dessen Contractionen die *vis movens* gesucht, während man früher zu einer eigenthümlichen nicht erwiesenen Zusammenziehungsfähigkeit der Ciliarfortsätze seine Zuflucht nahm. Für das Kammerwasser hat man ebenfalls verschiedene Abflusswege zum Ausweichen angenommen; nach Hueck sollte es in den vorderen Fontana'schen Kanal abfliessen, der aber, wenn er vorhanden ist, selbst vor der Linse liegt, und nur als communicirender Anhang der Augenkammer zu betrachten ist. Ludwig[6] hat folgende scharfsinnige Theorie aufgestellt. Contrahirt sich der *tensor chorioideae*, so zieht er einen jenseits des Linsenrandes gelegenen Ring der Chorioidea, und demnach einen solchen der innig damit verbundenen Glashaut nach vorn, und macht ihn zugleich enger. Die Folge hiervon ist, dass der Glaskörper in seinem Aequator abgeplattet, und die auf seinem vorderen Ende ruhende Linse nach vorn geschoben wird. Dies ist aber nur möglich, wenn erstens eine Ausfüllungsmasse für den Raum, welcher zwischen der unnachgiebigen Sclera und der Chorioidea, die dem sich abplattenden Glaskörper folgt, sich bilden muss, vorhanden ist, und wenn zweitens Raum für das Kammerwasser zum Ausweichen gewonnen wird. Beide Bedingungen soll die Anfüllung einerseits und Entleerung andererseits von Blutgefässen in der Weise erfüllen, dass die Blutgefässe der vor der Linse gelegenen *processus* und *plicae ciliares* durch Entleerung dem Kammerwasser Raum schaffen, während die Gefässe der Chorioidea durch stärkere Anfüllung den durch die Abplattung des Glaskörpers frei werdenden Raum ausfüllen. Zu Gunsten dieser Hypothese führt Ludwig den grossen Durchmesser der Chorioidealgefässe, den von ihm durch manometrische Messungen des Druckes in der vorderen Augenkammer, und den Nachweis der Schwankungen desselben mit den geringsten Veränderungen des Blutdruckes gelieferten directen Beweis für die Nachgiebigkeit der Gefässwände, und endlich den Umstand an, dass das Augenwasser an sich schon unter einem dem Blutdruck beinahe gleichen hydrostatischen Druck stehe.[7] Wir können von einer kritischen Besprechung dieser Hypothese absehen, da jetzt erwiesen ist, dass der dem beschriebenen Mechanismus vindicirte Effect, die Linsenverschiebung, in Wirklichkeit gar nicht eintritt. Aus demselben Grunde können wir auch einer Hypothese von Stellwag[8], welche indessen, wie wir sehen werden, beinahe mit der Cramer'schen Erklärung der Formveränderung der Linse zusammenfällt, nur eine kurze Andeutung schenken. Nach Stellwag sollen die Längsmuskelfasern der Iris in folgender Weise die Verschiebung der Linse und gleichzeitig vermehrte Wölbung ihrer Vorderfläche bewirken. Sind die Ringfasern der Iris stark contrahirt, so dass der Pupillenschliesser für die Längsfasern einen festen Punkt abgiebt, so üben diese bei ihrer Contraction, da sie im erschlafften Zustande nach vorn gewölbt sein sollen, einen Druck auf die in ihrer Wölbung liegenden *processus ciliares* aus. Diese sollen den Druck auf die *zonula Zinnii* und durch den Petit'schen Kanal auf den vorderen seitlichen Umfang des Glaskörpers fortpflanzen; dieser soll dem Druck dadurch ausweichen,

dass er seine tellerförmige Grube nach vorn wölbt und dadurch die Linse vorschiebt. Die zweifelhaften Prämissen, auf welchen diese Hypothese fusst, werden wir unten zur Sprache bringen. Gänzlich scheint dieselbe widerlegt durch die früher schon von RUETE[9] gemachte und neuerdings auf das Glänzendste constatirte Beobachtung, dass auch bei gänzlichem Mangel der Iris ein vollkommenes Accommodationsvermögen vorhanden sein kann. Diese Thatsache genügt auch, eine anderweitige ältere Accommodationstheorie, welche die Anpassung von der Bewegung der Pupille abhängig macht, gänzlich zu widerlegen; es ist dieselbe aber auch durch interessante directe Versuche von E. H. WEBER[10] vollständig als irrig erwiesen. Es fusst nämlich jene Theorie auf der Thatsache, dass bei Betrachtung naher Objecte die Pupille eng, bei Betrachtung ferner Objecte weit wird; WEBER hat indessen bewiesen, dass die Verengung der Pupille nicht der Accommodation auf das nähere Object wegen stattfindet, sondern dass es lediglich eine mit der Bewegung der Bulbi, welche bei dem Betrachten naher Objecte eintritt, um die Convergenz der Augenachsen entsprechend zu vergrössern, associirte von der Accommodation unabhängige Bewegung ist. Es tritt nämlich keine Verengerung der Pupille ein, wenn das Auge für die Nähe accommodirt wird, ohne dass die Convergenz der Augenachsen geändert wird, oder auch nur das Bestreben, sie zu verändern, vorhanden ist. Dagegen tritt bei jeder Veränderung der Convergenz eine Veränderung des Pupillendurchmessers ein, auch dann, wenn der Grad der Divergenz der in das Auge dringenden Strahlen derselbe bleibt.

Für die Hypothese der Linsenverschiebung hat man noch die ärztliche Erfahrung angeführt, dass nach Staaroperationen das seiner Linse beraubte Auge das Accommodationsvermögen mehr weniger vollständig einbüsst. Es sind zwar auch einzelne gegentheilige Erfahrungen von wiederhergestelltem Adaptionsvermögen laut geworden, allein entweder beruhen dieselben auf nicht beweiskräftigen Versuchen, oder es hat in solchen Fällen Regeneration der Linse stattgefunden, oder wie LUDWIG meint, die Accommodation wurde durch Verschieben der tellerförmigen Grube des Glaskörpers, welche mit der Hornhaut eine biconvexe Linse bildet, bewirkt. Letzteres, die Erhaltung der Grube nach der Staaroperation, dünkt mir sehr unwahrscheinlich. Die angeführte Erfahrung kann indessen nur beweisen, dass die Linse bei der Accommodation die wesentlichste Rolle spielt, nicht aber, dass diese Rolle in einem Vorrücken besteht.

So unsicher, wie aus dem bisher Gesagten sich ergiebt, stand bis vor Kurzem die Frage nach dem Wesen des Accommodationsvorganges und seines Mechanismus, als gleichzeitig von zwei Seiten her die wahre Adaptionsveränderung erkannt und durch unumstössliche physikalische Beweise über allen Zweifel gehoben wurde. Gleichzeitig und völlig unabhängig von einander kamen auf gleichen Versuchswegen HELMHOLTZ und CRAMER[11] zu dem gleichen Resultat, dass bei der Accommodation des Auges für die Nähe eine Formveränderung der Linse, und zwar eine Vermehrung der Krümmung ihrer Vorderfläche, ohne Verschie-

bung der ganzen Linse eintritt, während sich beim Fernsehen die natürliche Krümmung durch die Elasticität der durch Druck convexer gemachten Linse wiederherstellt, in dem Maasse, als die active Druckwirkung nachlässt. Da HELMHOLTZ seine Versuche nur in einem vorläufigen kurzen Abriss mitgetheilt, CRAMER dagegen die ganze Frage in seiner gekrönten Preisschrift sehr ausführlich behandelt hat, so folgen wir Letzterem in der Darstellung.[1 2]

CRAMER hat die genannte Formveränderung der Linse mit Hülfe des sogenannten PURKINJE-SANSON'schen Versuches, durch genaue Beobachtung der oben beschriebenen Spiegelbilder einer Flamme an den brechenden Flächen des Auges, erwiesen. Mit einem besonderen Instrument, dem Ophthalmoskop, betrachtete er diese Flammenbilder bei zehn- bis zwanzigfacher Vergrösserung, während das beobachtete Auge bei unveränderter Richtung sich abwechselnd für einen nahen Punkt und für einen möglichst entfernten accommodirte. Es zeigte sich, dass bei diesem Wechsel der Accommodation das von der vorderen Hornhautfläche *a* und das von der hinteren Linsenfläche gespiegelte verkehrte Bild *c* unverändert ihre Stellung, Form und Grösse beibehielten, das hinterste (zwischen *a* und *c* erscheinende), schwächste von der vorderen Linsenfläche herrührende Bild *b* dagegen seine Lage, Grösse und Helligkeit in folgender Weise änderte.

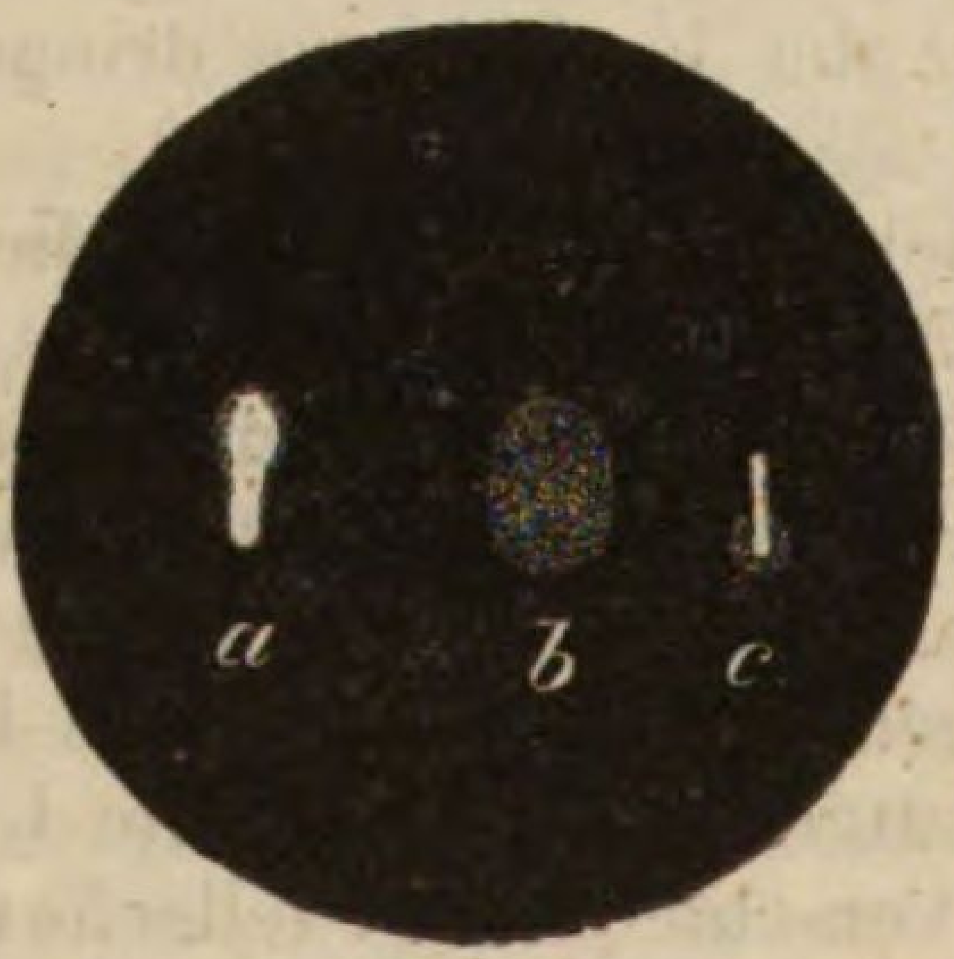


Fig. 1.

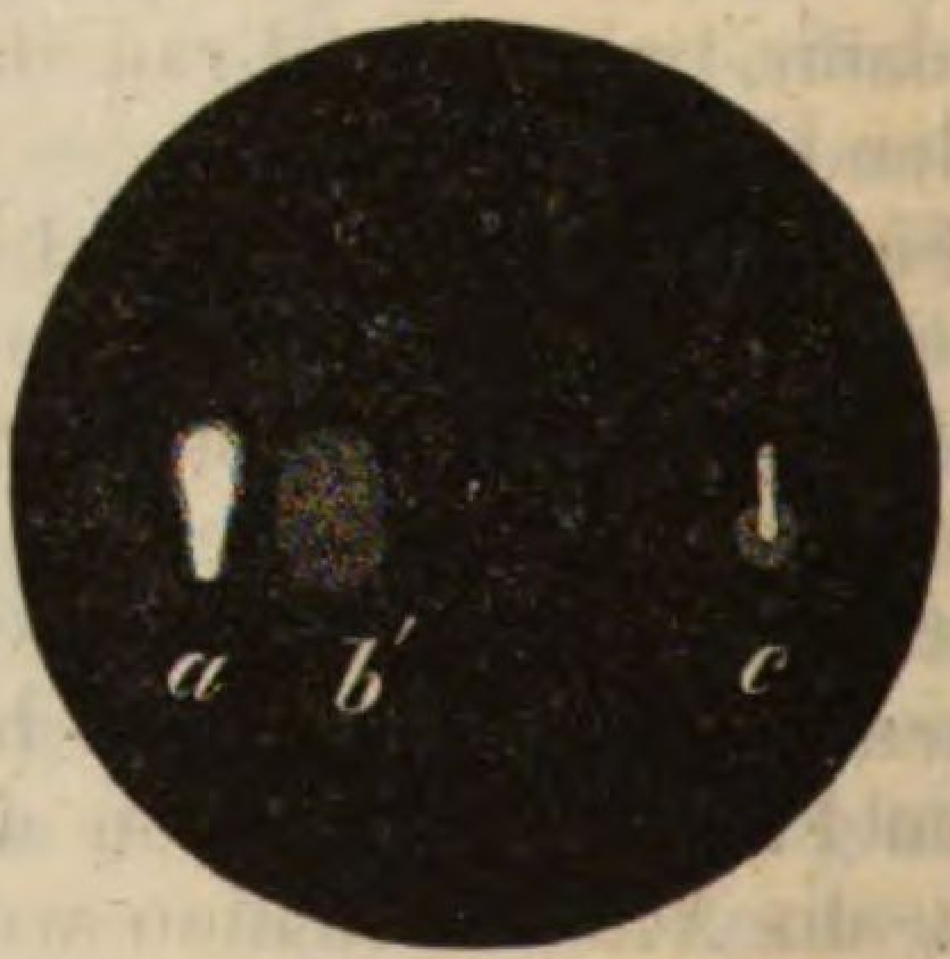
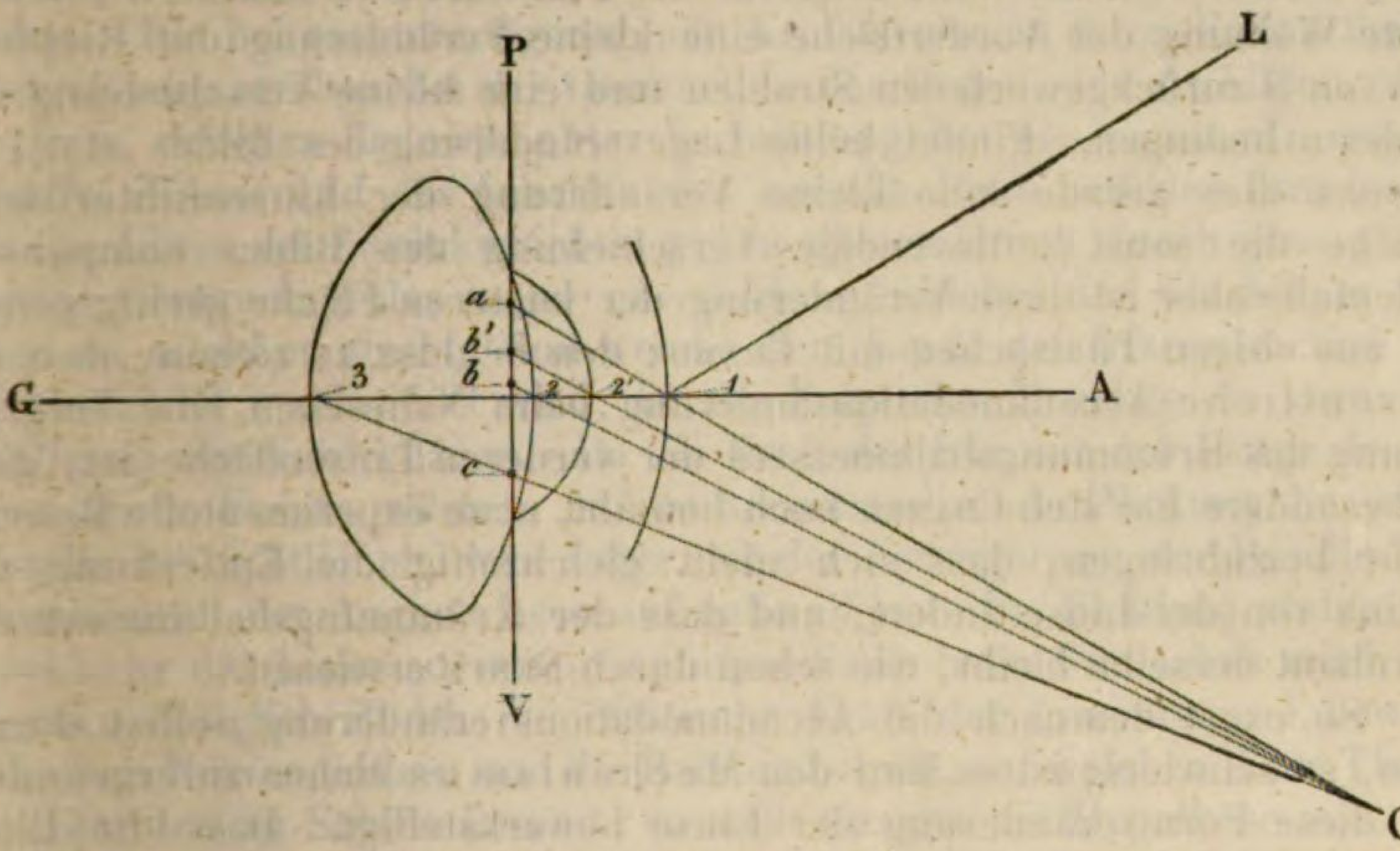


Fig. 2.

Sieht man unter bestimmter Richtung und bei bestimmter Stellung der Lichtflamme gegen das Auge, so zeigen, während dasselbe für die Ferne accommodirt ist, die drei Flammenbilder die *Fig.* 1 gezeichnete Lage. Am linken Rand der Pupille zeigt sich das Bild *a* der vorderen Hornhautfläche, am rechten das verkehrte der hinteren Linsenfläche *c*, ziemlich in der Mitte, als Zerstreuungskreis (weil es nicht im Focus des auf *c* eingestellten Mikroskopes liegt) das matte Bild *b* der vorderen Linsenfläche. Accommodirt sich nun das Auge für die Nähe, so rückt jedesmal *b*, während es zugleich kleiner und heller wird, näher an das vordere Hornhautbild *a* heran, wie es in *Fig.* 2 gezeichnet ist. Diese Lageveränderung von *b* beweist nun zweifellos, dass eine Lageveränderung der Fläche, von welcher *b* reflectirt ist, stattgefunden hat; während das Kleiner- und Hellerwerden des Bildes *b* zugleich eine Vergrös-

serung des Krümmungshalbmessers dieser Fläche beweist, die unveränderte Lage und Grösse von *c* aber die unveränderte Lage und Gestalt der hinteren Linsenfläche nach CRAMER beweisen soll. DONDERS holt eine Versäumniss CRAMER's nach, indem er diesen Beweis streng an folgender Figur führt.



Ist L die Lichtquelle, so werden die in 1 auf die vordere Hornhautfläche treffenden Strahlen, unter gleichem Winkel mit dem Einfallsloth (der Sehachse) GA reflectirt als $1\,O$ das Auge O des Beobachters erreichen, dieser sieht daher das Hornhautbild von a in der Richtung $O\,1$ auf die Ebene der Pupille $P\,V$ projicirt als a. Ebenso werden die von L ausgehenden bei 2 die vordere Linsenfläche treffenden Strahlen, nach O so reflectirt, dass O in der Richtung $O2$ das Bild in b sieht. Endlich wird nach denselben Gesetzen der Beobachter das Spiegelbild der hinteren Linsenfläche in der Richtung $O3$ in c sehen. Es erscheinen also die Spiegelbilder in der Ordnung und Lage, wie in *Fig.* 1 oben. Rückt nun die Vorderfläche der Linse bei der Accommodation für die Nähe bei vermehrter Wölbung mit ihrem Scheitel noch $2'$, so muss nothwendig das Spiegelbild dieser Fläche in der Richtung $O\,2'$ in b' gesehen werden; es rückt daher näher an a, wie dies oben *Fig.* 2 zeigt. DONDERS macht noch darauf aufmerksam, dass in Folge der Ablenkung der Strahlen durch die Hornhaut die Lageveränderung des Bildchens b nothwendig etwas beträchtlicher erscheinen muss, als sie in Wirklichkeit ist. HELMHOLTZ hat die Veränderung der Wölbung der vorderen Linsenfläche beim Nahesehen unzweifelhaft durch genaue Messungen des Abstandes zweier Spiegelbilder, die diese Fläche von zwei Lichtflammen entwirft, bei verschiedenen Accommodationszuständen dargethan. Nach ihm beträgt der Krümmungshalbmesser der genannten Fläche beim Fernsehen etwa 10—11 Mm., beim Nahesehen dagegen nur etwa die Hälfte. Ausserdem maass HELMHOLTZ die Grösse der Verschiebung der Iris nach vorn und

fand dieselbe $^1/_3$ Mm. Es erklärt sich hieraus die Beobachtung von HUECK, von der Vorwölbung der Iris beim Nahesehen, welche derselbe als Beweis für das Vorrücken der Linse betrachtete. Nicht ganz richtig, wie DONDERS zeigt, ist der Schluss von CRAMER, dass, weil das Bild der Linsenhinterfläche seinen Platz nicht verändert, Wölbung und Lage dieser Fläche dieselbe bleibt. Gerade wenn letzteres der Fall wäre, so müsste die veränderte Wölbung der Vorderfläche eine kleine Veränderung der Richtung der von 3 zurückgeworfenen Strahlen und eine kleine Verschiebung des Bildes *c* bedingen. Findet keine Lageveränderung des Bildes statt, so beweist dies gerade eine kleine Veränderung der Linsenhinterfläche, welche die sonst nothwendige Verschiebung des Bildes compensirt. Jedenfalls aber ist diese Veränderung der letzteren Fläche gering genug, um aus obigen Thatsachen mit CRAMER den Schluss zu ziehen, dass die wesentliche Accommodationsänderung beim Nahesehen eine Vergrösserung des Krümmungshalbmessers der vorderen Linsenfläche ist; ganz insbesondere hat sich CRAMER noch bemüht, neue experimentelle Beweise dafür beizubringen, dass sich nicht gleichzeitig die Entfernung der Retina von der Linse ändert, und dass der Krümmungshalbmesser der Hornhaut derselbe bleibt, wie schon durch SENFF erwiesen.

So exact demnach die Accommodationsveränderung selbst dargethan, so schwierig ist es nun den Mechanismus sicher zu ergründen, der diese Formveränderung der Linse bewerkstelligt. Dass die Linse selbst kein actives Contractionsvermögen besitzt, ist längst erwiesen, zum Ueberfluss noch durch directe Versuche von CRAMER[13] dargethan. Nach CRAMER ist es nun die Iris, welche durch Muskelkraft auf ziemlich complicirte Weise die fragliche Wirkung auf die Linse hervorbringen soll. Als directe Beweise, dass die Accommodation auf Contraction der Iris beruht, führt CRAMER hauptsächlich folgenden Versuch an. Das (besonders accommodationsfähige) Auge eines frisch getödteten Seehundes, von dem hinten die Häute bis auf den Glaskörper wegpräparirt waren, wurde mit der Hornhaut nach unten auf die Oeffnung des Objecttisches eines Mikroskopes gelegt, und bei 80maliger Vergrösserung das auf der Hinterfläche des Glaskörpers entworfene Bild einer Kerzenflamme betrachtet. Wurde nun die Iris durch den magnetoelektrischen Rotationsapparat, dessen Elektroden an zwei gegenüberliegenden Punkten des Irisrandes angebracht waren, gereizt, so verschwand das Bild sofort aus dem Focus, während sich die Krümmung der Linse vermehrte; dagegen blieb der Refractionszustand des Auges derselbe, wenn vorher die Iris zerschnitten war. Ebenso zeigte sich an den Augen frisch abgeschnittener Taubenköpfe die oben erörterte Verschiebung des Spiegelbildes bei Reizung der Iris durch die an den Knochenring angesetzten Dräthe des Rotationsapparates. Die Art und Weise der Iriswirkung sucht CRAMER folgendermaassen zu erklären. Er setzt zunächst voraus, dass die neuerdings wieder von STELLWAG vertheidigte Ansicht richtig ist, dass nämlich keine hintere Augenkammer existirt, indem die Iris nicht allein unmittelbar auf der Linse, sondern auch auf den *processus ciliares* und der *zonula Zinnii* aufruhen soll, so dass sie durch diese Lage eine in die vordere

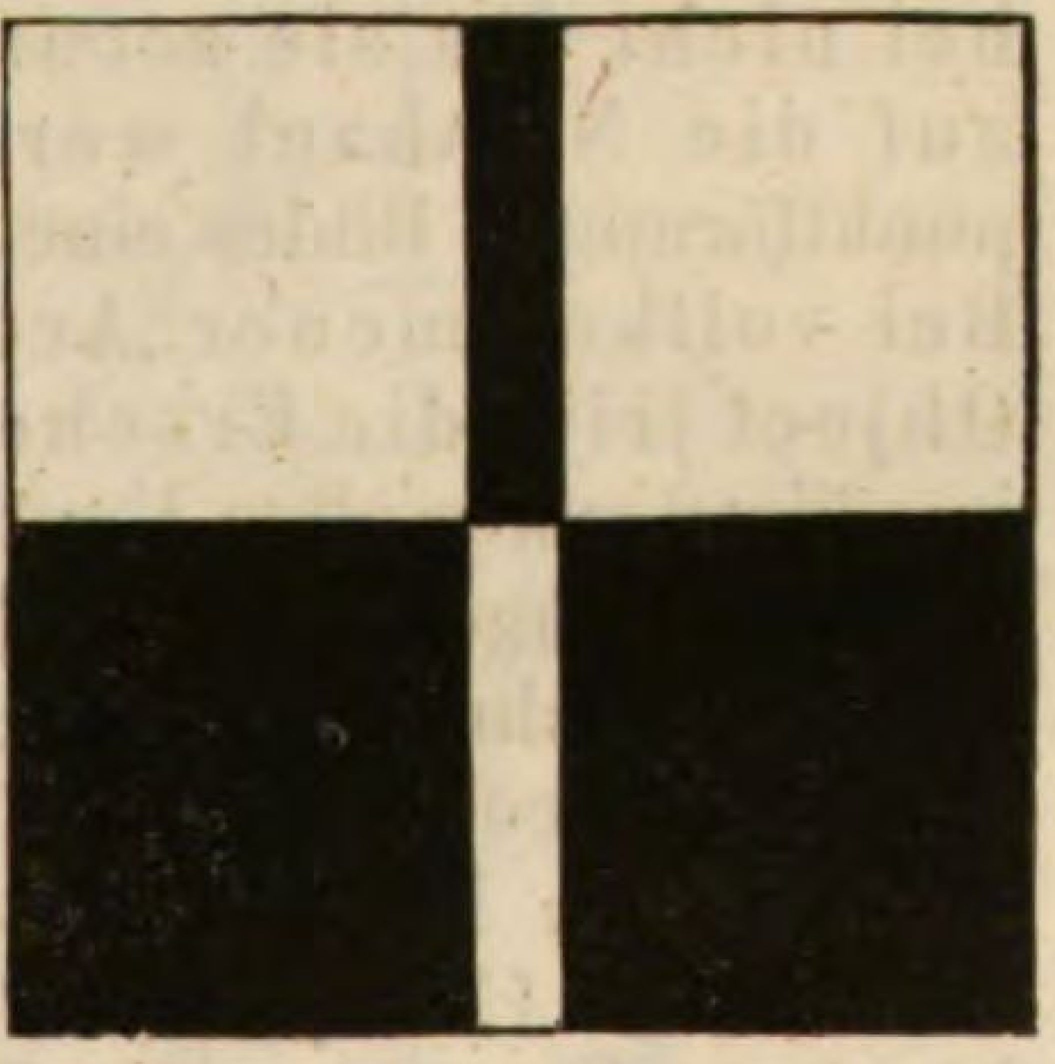
Augenkammer vorgewölbte Kuppel bildet. Dieses Verhalten der Iris will er direct an Durchschnitten gefrorener Augen wahrgenommen haben, und führt dafür auch eine Menge aus eigener und fremder Wahrnehmung entnommener Gründe an. Die Wölbung der Linse lässt nun CRAMER durch dieselbe Druckwirkung der sich contrahirenden Irisfasern hervorgebracht werden, welche STELLWAG für das Vorschieben der Linse in Anspruch nahm. Die bei zusammengezogenen Kreisfasern an ihren Enden fixirten Längsfasern streben bei der Contraction den Bogen, den sie bilden, abzuflachen, drücken dadurch unter Vermittlung der *processus ciliares*, der *zonula Zinnii* und des Inhaltes des *canalis Petiti* auf den Linsenrand. Da die Linse am Zurückweichen gegen diesen Druck durch eine gleichzeitige Contraction des *tensor chorioideae*, welcher den Glaskörper nach vorn zu schieben strebt, und welche dem Grade der Iriscontraction proportional ist, verhindert wird, ist die Folge des Druckes die vermehrte Wölbung der Vorderfläche. Da die Kraft der Iris mit der Länge des Bogens ihrer Fasern wächst, ist die accommodirende Wirkung bei enger Pupille beträchtlicher, was daher mit der Verengerung der Pupille beim Convergiren der Augenachsen auf nahe Objecte im Einklang steht. Die Rückkehr der Linse zur ursprünglichen Form beim Fernsehen wird nach CRAMER lediglich durch die elastische Kraft der Linsenkapsel bewirkt. Was den Nerveneinfluss und die Bahnen betrifft, auf welchen diese Thätigkeit der Iris zu Stande kommt, so stellt CRAMER die Hypothese auf, dass der Wille, welchem die Accommodation bekanntlich unterthan ist, zunächst auf den Trigeminus erregend wirkt; es werden dadurch die motorischen Fasern der langen Wurzel des Ciliarganglions erregt, und in diesem Ganglion die Reizung auf die motorischen Fasern des Sympathicus und Oculomotorius übertragen. Es würde uns hier zu weit führen, wollten wir die zahlreichen interessanten Experimente CRAMER's, durch welche er diese Hypothese zu stützen sucht, erörtern. Ebenso ist es schwierig, eine Kritik der ganzen scharfsinnigen Theorie zu liefern, welcher manche nicht ganz unzweifelhafte Prämissen zu Grunde liegen, so plausibel und wohlbegründet sie im Allgemeinen erscheint. Vor Allem kommt es darauf an, die anatomische Frage, ob die Iris der Linse u. s. w. aufliegt, oder dazwischen ein mit Kammerwasser gefüllter freier Raum, die hintere Augenkammer, existirt, endgültig zu entscheiden. DONDERS ist zwar geneigt, den von CRAMER und STELLWAG vorgebrachten Gründen zum Theil die genügende Beweiskraft abzusprechen, und hält auch für möglich, dass unbeschadet der CRAMER'schen Theorie ein kleiner mit Wasser gefüllter Raum zwischen Linse und Iris existirt, der erst bei der Accommodation für die Nähe gänzlich verschwindet, scheint jedoch im Ganzen die CRAMER'sche Voraussetzung für sehr wahrscheinlich zu halten. So überzeugend CRAMER's Reizversuche für die Thätigkeit der Iris bei der Accommodation sprechen, so steht doch auch mit diesen in vorläufig unlösbarem Widerspruch die Beobachtung von RUETE, dass bei angeborenem Mangel der Iris vollkommene Accommodation in mehreren Fällen vorhanden war. Denkbar bleibt freilich, dass in solchen Ausnahmsfällen ein Hülfsmechanismus auf irgend eine Weise sich ausbilde. Jedenfalls müssen wir eine sichere Entscheidung

zukünftigen Untersuchungen anheimstellen. Schliesslich erwähnen wir noch einer anderen, ebenfalls erst näherer Untersuchungen bedürftigen Adaptionstheorie, welche von L. Fick[14] aufgestellt worden ist. Es gründet sich dieselbe auf die Beobachtung einer Contractilität der Ciliarfortsätze. Durch die Contraction derselben wird die Blutmasse aus ihnen in die hinter der Linse liegenden Venenräume der Chorioidea geschafft, und so ein Druck von hinten gegen die Linse, deren Rand als unbeweglich mit der Sclerotica verbunden angenommen wird, ausgeübt, durch welche dieselbe vorgewölbt werden soll, während der Raum dazu in der vorderen Augenkammer durch die Entleerung der Ciliarfortsätze geschafft wird. Ad. Fick sucht durch Rechnung zu beweisen, dass diese Veränderungen zur Erklärung des Accommodationsumfanges ausreichen.

[1] Vergl. J. Mueller, *Physiol.* Bd. II. pag. 336; Volkmann a. a. O. pag. 308; Ruete, *Lehrb. d. Ophthalmologie*, pag. 103; Donders, *over het verband tusschen het converj. der gezigtsassen en den accom. toest. der oogen*, *Nederl. Lanc.* II. Ser. 2. Jhrg. pag. 156; Czermak a. a. O. §. 3, pag. 18. — [2] Nach Arlt hilft bei weitsichtigen Augen bei Accommodation für die Nähe der *musculus orbicularis palpebrarum* durch Druck auf den nach unten gerichteten Augapfel; er schliesst dies hauptsächlich aus der Beobachtung des Gesichtsausdruckes und der Augenstellung alter Leute beim Lesen. — [3] Vergl. Volkmann a. a. O. pag. 302. — [4] Hueck, *die Bewegung d. Krystalllinse*, Leipzig 1841. — [5] Listing a. a. O. pag. 498. — [6] Ludwig, *Physiol.* Bd. I. pag. 213. — [7] Nach Ludwig kann man die Linsenbewegung direct durch einen an ihre Vorderfläche gebrachten Fühlhebel sichtbar machen, wenn man nach Durchschneidung der äusseren Augenmuskeln den *tensor chorioideae* durch einen Inductionsstrom reizt. — [8] Stellwag von Carion, *Wiener Ztschr. f. Aerzte*, Bd. VI. 1850, 3 u. 4. — [9] Die Kenntniss dieser neueren interessanten Beobachtungen Ruete's, auf deren baldige Veröffentlichung ich verweisen darf, verdanke ich einer vorläufigen Privatmittheilung. — [10] E. H. Weber, *Summa doctrinae de motu iridis*, Gratulationsprogramm 1851, pag. 11; *Annot. anatom. et physiol.* Fasc. III. pag. 89. — [11] Helmholtz, *über Accommodation*, *Berichte d. Berliner Akad.* Februar 1853; Cramer, *het accomodatie-vermogen der oogen, physiol. toegelicht*, *Naturk. Verhandel. van de Holland. Maatschappij der Wetensch. te Haarlem* VIII. 1853 (gekrönte Preisschrift). Ein vortreffliches kritisches Referat dieser Arbeit hat Donders, *Onderzoek. ged. in het physiol. laborat. der Utrecht. hoogesch. Jaar* VI. pag. 35, und im Deutschen: Fechner, *Centralbl. für Naturwiss. u. Anthropol.* Bd. II. 1854, pag. 121 u. 156 gegeben. — [12] Schon früher ist öfters eine Formveränderung der Linse behauptet, jedoch nie ein directer Beweis beigebracht worden. Die erste Idee zu Cramer's Versuchen rührt von Donders her, welcher bereits 1849 es für die Accommodation ungemein wichtig hielt, die Spiegelbilder der Linsenflächen bei verschiedenen Accommodationszuständen genau auf Grösse und Tiefe mit dem Fernrohr zu prüfen. — [13] Cramer fand, dass das von einer Krystalllinse des Seehundes auf einer geölten Papierfläche entworfene Bild seine Deutlichkeit nicht änderte, wenn durch die Linse ein Inductionsstrom geleitet wurde. — [14] L. Fick, *über die Adaption des Auges, mit einer Nachschr. von* Ad. Fick, Mueller's *Arch.* 1853, pag. 449. Czermak, *über das Accommodationsvermögen des Auges*, *Prag. Vrtljhrsschr.* XI. Jhrg. 1854, Bd. III. pag. 109, schlägt vor, Cramer's und Fick's Adaptionstheorien zu vereinigen; für das Nahesehen werde die Convexität der Linse vermehrt: 1) durch den unmittelbaren Druck der Iris auf einen Theil der vorderen Linsenfläche und 2) mittelbar durch Druck der erigirten Ciliarfortsätze auf die *zonula Zinnii*. Diese zweite Annahme scheint uns gerade das Gegentheil der Fick'schen Annahme, welcher die Vorwölbung der Linse bei entleerten, contrahirten Ciliarfortsätzen entstehen lässt.

§. 233.

Irradiation. Die Lehre von der Irradiation gehört zur Accommodationslehre,[1] insofern alle wahren Irradiationserscheinungen sich als nothwendige Folgen des Mangels der richtigen Accommodation erweisen lassen. Man bezeichnet mit dem Ausdruck Irradiation, Ausstrahlung die häufig zu beobachtende Thatsache, dass helle Objecte auf dunklem Grunde grösser gesehen werden, als ihrer absoluten Grösse und Entfernung vom Auge gemäss der Fall sein sollte, grösser als in Wirklichkeit gleichgrosse und gleichweit vom Auge entfernte dunkle Objecte. Mehrere leicht durch den Versuch zu bestätigende und aus der täglichen Beobachtung bekannte Beispiele mögen zunächst den Begriff klar machen. Betrachten wir den zu- oder abnehmenden Mond bei völlig klarem Himmel, so scheint der beleuchtete Theil desselben einer Scheibe von grösserem Durchmesser anzugehören, als der complementäre nicht beleuchtete Theil, die beleuchtete Sichel scheint über den Rand der dunkeln Scheibe hinwegzugreifen. Betrachten wir aus einiger Entfernung ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und vergleichen es mit einem gleichgrossen schwarzen Quadrat auf weissem Grunde, so erscheint uns das weisse Quadrat nicht unbedeutend grösser als das schwarze; es erscheinen uns daher z. B. die weissen Felder eines Damenbretes aus grösserer Entfernung gesehen grösser als die schwarzen.



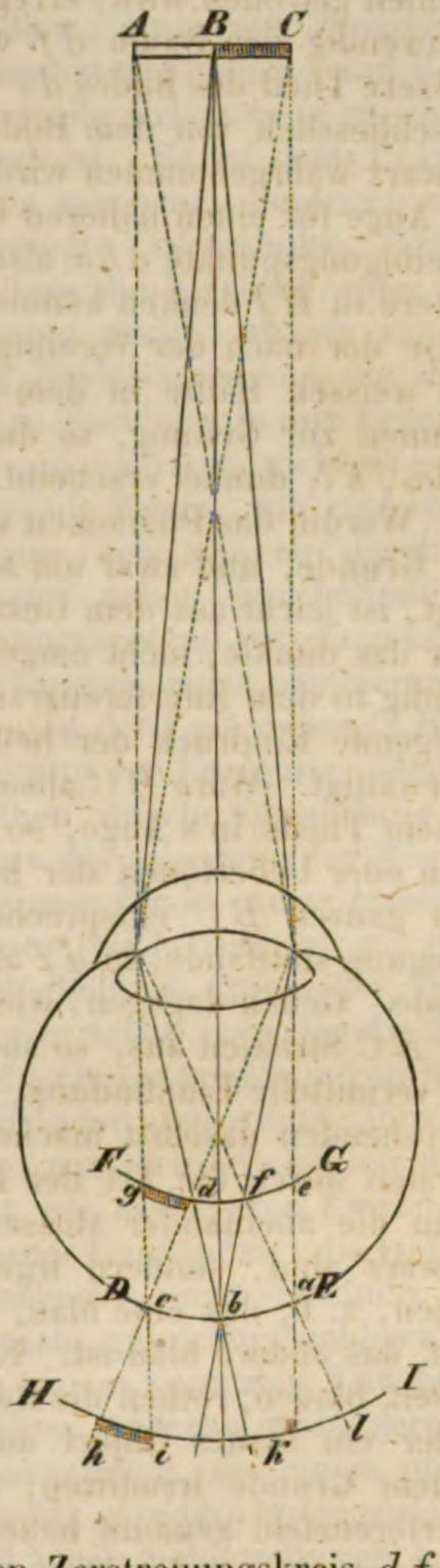
Betrachten wir die nebenbei abgebildete Figur aus einer Entfernung, die, wie wir gleich sehen werden, verschieden für weit- und kurzsichtige Augen ist, so erscheint uns der weisse Streifen auf schwarzem Grunde beträchtlich breiter als der gleichbreite schwarze auf weissem Grunde, umgedreht die oberen weissen Felder breiter als die unteren schwarzen. Begreiflicher Weise lassen sich diese Versuche auf das Mannigfachste modificiren; immer bleibt die Erscheinung dieselbe; die hellen Objecte erscheinen grösser als die gleich grossen dunkeln, immer aber nur **unter einer Bedingung**, welche uns zugleich den richtigen Schlüssel für das ganze Phänomen giebt.

Diese Bedingung ergiebt sich aus Folgendem. Nehmen wir die vorstehende Figur und halten sie, während wir sie mit dem Blick fixiren, zunächst etwa 8″ vor die Augen, so werden wir dieselbe mit vollkommen scharfen Contouren der schwarzen und weissen Felder, aber auch die beiden Streifen in ihrem wirklichen Breiteverhältniss, also gleich breit wahrnehmen. Entfernen wir aber allmälig die Figur vom Auge, so kommt endlich, und zwar bei kurzsichtigen Augen früher als bei weitsichtigen, ein Punkt, wo die Contouren undeutlich, verwaschen zu werden anfangen und gleichzeitig der weisse Streifen breiter als der schwarze zu werden

beginnt. Betrachten wir Abends eine Strassenlaterne, so erscheint uns aus der Ferne die Flamme sehr gross, sie erfüllt fast den ganzen Laternenraum, jedoch so, dass ihr Randtheil matter mit undeutlichen verwaschenen Contouren gesehen wird; je mehr wir uns der Laterne nähern, desto mehr verkleinert sich die Flamme, desto deutlicher wird ihre Begränzung, bis wir sie endlich mit ganz scharfen Contouren und in ihrer wahren relativen Grösse sehen. Für ein kurzsichtiges unbewaffnetes Auge wird die vorstehende Figur schon in einer Entfernung von wenigen Fussen irradiiren; wird vor dasselbe jedoch ein Concavglas gebracht, so verschwindet die Erscheinung augenblicklich. Halten wir die Figur etwa 1 Fuss vor das Auge, so irradiirt sie, wie schon bemerkt, nicht, sobald wir sie mit dem Blick fixiren; blicken wir aber neben oder über die Figur hinweg auf einen entfernten Gegenstand, während wir jedoch die Aufmerksamkeit nicht letzterem, sondern der Figur zuwenden, so tritt augenblicklich die Irradiation ein, um so beträchtlicher, je entfernter jener Gegenstand. Umgedreht tritt die Irradiation auch ein, wenn wir die Figur in einer möglichst grossen Entfernung, in welcher wir sie aber beim Fixiren noch scharf und nicht irradiirend wahrnehmen können, halten und sodann bei unverwandter Aufmerksamkeit ein dem Auge näher befindliches Object fixiren. Es geht hieraus mit Bestimmtheit hervor, dass *Irradiation und Undeutlichkeit des Objects einander parallel gehen*, miteinander eintreten, proportional zu- und abnehmen; mit anderen Worten, dass *helle Objecte auf dunkelem Grunde irradiiren, sobald sie bei nicht für sie accommodirtem Auge ein undeutliches Bild auf die Netzhaut werfen*, jeder ihrer hellen *Punkte* statt eines punktförmigen Bildes einen *Zerstreuungskreis* auf der Retina bildet. *Bei vollkommener Accommodation des Auges für das helle Object tritt die Erscheinung nicht ein.* Der Mond und die Sterne irradiiren unter allen Umständen, weil sie für jedes, auch für das weitsichtigste Auge, jenseits des Fernpunktes liegen; es giebt ja kein Auge, wie wir gesehen haben, bei welchem der Punkt, für den es im ruhenden Zustande accommodirt ist, in unendlicher Entfernung läge; es giebt aber auch keinen Mechanismus, durch welchen wir den Fernpunkt weiter hinaus in's Unendliche rücken, das Auge activ weitsichtiger machen könnten. Der weisse Streifen der Figur irradiirt, sobald wir ihn entweder in eine Entfernung bringen, in welcher wir das Auge nicht mehr für ihn accommodiren können, oder wenn wir willkürlich das Auge, während wir ihn sehen, für eine grössere oder kleinere Entfernung accommodiren. Betrachten wir bei nicht accommodirtem Auge einen weissen Streifen auf schwarzem Grunde, so decken in dem Netzhautbilde die Zerstreuungskreise der Randpunkte des Streifens einen Theil des schwarzen Grundes; betrachten wir einen schwarzen Streifen auf weissem Grunde, so decken umgekehrt die Zerstreuungskreise der Gränzpunkte des weissen Grundes einen Theil des schwarzen Streifens; es erscheint mithin der weisse Streifen breiter, der schwarze schmäler als er ist, der weisse beträchtlich breiter als der schwarze.

Die Richtigkeit dieser Theorie der Irradiation, welche schon vor

langer Zeit von KEPLER[2] aufgestellt, aber durch eine andere sogleich zu erwähnende irrige Erklärung verdrängt, und erst neuerdings durch WELCKER[3] wieder zur Geltung gebracht wurde, leuchtet am besten aus beifolgender schematischer Figur ein.



Denken wir uns vor dem Auge ein Object ABC, welches aus einer weissen und einer schwarzen Hälfte AB und BC, die in B an einander stossen, zusammengesetzt ist, so können wir leicht durch Construction die Punkte finden, in welchen die von den Gränzpunkten AB und C ausgehenden Strahlenbüschel hinter dem dioptrischen System des Auges zur Vereinigung kommen; nehmen wir an, es hätten sich $a\ b$ und c, wie die Figur zeigt, als conjugirte Vereinigungspunkte zu $A\ B$ und C ergeben, so folgt aus den erörterten Gesetzen der Dioptrik, dass $a\ b\ c$ in umgekehrter Ordnung, aber in gleicher relativer Lage und Entfernung wie ABC liegen müssen. Ist das Auge für den Gegenstand accommodirt, fallen also die Vereinigungspunkte abc gerade auf die Netzhaut DE, so entsteht auf derselben ein verkehrtes scharfes Bild von ABC, in welchem $ab=bc$, wie in Wirklichkeit $AB=BC$, erscheint. Ist dagegen das Auge für eine grössere Entfernung als die des Objectes accommodirt, so fallen die Vereinigungspunkte, wie oben bewiesen wurde, **hinter** die Netzhaut, wir können uns also letztere für diesen Fall in FG liegend denken; es muss in diesem Falle der von A ausgehende Strahlenbüschel die Netzhaut mit convergirenden Strahlen in dem Zerstreuungskreis ef treffen, B, der Gränzpunkt zwischen schwarzem und weissem Theil des Objectes, wird den Zerstreuungskreis df und $C\ gd$ bilden. Es geht hieraus hervor, dass dem weissen Theil AB der Figur auf der Retina das Bild de, dem schwarzen Theil fg entspricht, der Raum df daher gleichzeitig von dem Bild des schwarzen und des weissen Theiles eingenommen wird. Dieselbe Stelle der Retina df wird also gleichzeitig einerseits, insofern sie von dem Bilde des schwarzen Theiles eingenommen wird, in Ruhe gelassen, da ja, was wir „Empfin-

dung der schwarzen Farbe“ im gewöhnlichen Leben zu nennen pflegen, gar keine Empfindung, sondern eben Mangel einer durch Lichtwellen erregten Empfindung ist, andererseits, insofern sie von den Zerstreuungskreisen der von dem weissen Theile des Objectes ausgehenden Lichtstrahlen getroffen wird, erregt. In Folge dieser Erregung wird demnach nothwendig der Raum df weiss empfunden, so dass der bei Weitem grössere Theil des Bildes de weiss, und nur der kleine Theil gd, welcher ausschliesslich von dem Bilde der schwarzen Hälfte eingenommen wird, schwarz wahrgenommen wird. Ganz entsprechend verhält es sich, wenn das Auge für einen näheren Gegenstand als ABC accommodirt ist, die Vereinigungspunkte abc also vor die Netzhaut fallen, so dass wir uns letztere in HI denken können. Es decken sich dann die Zerstreuungskreise der nach der Vereinigung divergirenden Strahlen der schwarzen und weissen Hälfte in dem Raume ik, die weissen Zerstreuungskreise kommen zur Geltung, so dass il weiss, und nur der kleine Theil des Bildes, hi, dunkel erscheint.

Warum das Phänomen nur bei Betrachtung heller Objecte auf dunklem Grunde, und zwar um so deutlicher, je schwärzer der Grund, sich zeigt, ist leicht aus dem Gesagten abzuleiten. Das helle Object irradiirt über das dunkle, nicht umgedreht das dunkle über das helle, weil nothwendig in dem Interferenzraum beider auf der Retina (df und ik) der erregende Eindruck der hellen Strahlen den der dunklen bei Weitem überwältigt. Wäre BC absolut schwarz, drängen gar keine Strahlen von diesem Theile in's Auge, so könnte nicht einmal von einem Ueberwältigen oder Uebertönen der hellen Strahlen die Rede sein, weil dann in dem ganzen BC entsprechenden Raume des Bildes überhaupt keine Erregung stattfände, in df also nur Erregung durch weisse Strahlen entstände. Gehen dagegen, wie dies in Wirklichkeit stets der Fall ist, auch von BC Strahlen aus, so siegen diejenigen und bestimmen die von df aus vermittelte Empfindung, welche einen intensiveren Eindruck auf die Nervenenden daselbst machen. Die Richtigkeit dieses Satzes wird am klarsten durch die Art der Erscheinungen bewiesen, welche eintreten, wenn die aneinander stossenden Felder AB und BC nicht weiss und schwarz sind, sondern irgend welche anderen verschiedenen Farben tragen, z. B. das eine blau, das andere weiss oder gelb, oder das eine roth, das andere blau ist. Erregten alle Lichtarten, die weissen, wie die gelben, blauen, rothen die Retina an sich in gleicher Intensität, so könnte weder ein blaues Object auf weissem Grunde, noch ein weisses auf blauem Grunde irradiiren; es müsste in der Netzhautstelle, die wir Interferenzfeld genannt haben, ein aus beiden Farben gleichmässig gemischter mittlerer Eindruck zu Stande kommen. Da aber, wie es den Anschein hat, die Intensität der Erregung durch verschiedene Farben beträchtlich verschieden ist, am intensivsten das Weiss, weniger intensiv das Gelb, noch weniger das Roth und am schwächsten das Blau die Nerven erregt, so muss nach jener Theorie ein weisses oder gelbes Object über ein blaues angränzendes irradiiren, nicht aber umgedreht. Der Versuch bestätigt diese Voraussetzung, mithin die Erklärung selbst.

Betrachten wir ein rothes Feld auf blauem Grunde, so erscheint der Interferenzraum mit der Mischfarbe beider, d. i. Violett, gefärbt, da Roth und Blau mit ziemlich gleicher Intensität auf die Retina wirken.

Der eben auseinandergesetzten, scharf bewiesenen physikalischen Theorie der Irradiation steht eine andere von PLATEAU[4] aufgestellte und lange Zeit allgemein angenommene gegenüber, eine rein dynamische Theorie, welche trotz der unzähligen interessanten Versuche und Beobachtungen, trotz des Scharfsinnes, mit welchem ihr Urheber sie zu stützen sich bemüht hat, in ihrem Wesen völlig falsch ist. Es ist nach PLATEAU die Irradiation nicht eine objectiv durch die gegebene, dioptrisch nothwendige Ausbreitung des Netzhautbildes bedingte Erscheinung, sondern eine subjective, welche darauf beruht, dass die Netzhaut unter Umständen in grösserer Ausdehnung in Erregung geräth, als sie von objectivem hellen Licht getroffen wird, dass gewissermaassen die direct von hellem Licht erregten Nervenelemente ihre Nachbarn in ihre Erregung mit hereinziehen, so dass die Erregung also irradiirt, nicht wie nach obiger Theorie die Objecte. Die nächstliegende Frage, wie eine solche Ausstrahlung der Erregung zu Stande komme, wie also ein durch objectives Licht gereiztes Nervenende ein isolirt neben ihm befindliches nicht objectiv gereiztes in den gleichen Erregungszustand versetzen könne, ist weder von PLATEAU noch von seinen Anhängern einer genaueren Erörterung unterworfen worden, wir finden nur in der Luft stehende Hypothesen, wie von einer wellenartigen Ausbreitung der Erregung, oder von einer reflectorischen Uebertragung derselben durch Vermittlung der Centralorgane. Schon von vornherein muss die Annahme der Möglichkeit eines Umsichgreifens der Erregung in einem für so exacte räumliche Wahrnehmungen bestimmten Sinnesorgan unphysiologisch, als ein unerklärlicher Widerspruch erscheinen. Die Möglichkeit räumlicher Wahrnehmung, der gesonderten Empfindung zweier neben einander die Netzhaut treffender Eindrücke können wir nur durch die Annahme von freien Nervenenden, welche, mosaikartig neben einander angeordnet, ihre Eindrücke isolirt zum Gehirn leiten, erklären; wie verträgt sich mit dieser Annahme, und mit der anatomisch so gut wie erwiesenen Einrichtung in diesem Sinne das Zugeständniss, dass „unter Umständen" die Isolation eines Eindruckes auf die getroffenen Nervenenden nicht stattfinde, sondern ein Nervenende seine Erregung den nicht gereizten Nachbarn mittheilen oder der Empfindungsvorgang von einem centralen Endapparat einer gereizten Sehnervenfaser auf den einer anderen nicht gereizten Faser weiter schreiten könne? Ehe wir Ausnahmen, die einem physiologischen Postulat und einem erwiesenen Gesetz geradezu entgegenlaufen, statuiren, müssen wir für dieselben irgend einen sichern Beweis haben, der PLATEAU's Lehre indessen gänzlich abgeht. PLATEAU hat die Deutung seiner zahlreichen Beobachtungen in vierzehn Irradiationsgesetze gefasst, welchen sämmtlich die dynamische Anschauung von dem Wesen des Vorganges zu Grunde liegt; WELCKER, welcher mit grossem Scharfsinn jedes der Gesetze und die Thatsachen und Versuche, auf welche es basirt ist, einer sorgfältigen Kritik unterworfen, hat dieselben nach der physi-

kalischen Theorie umgeformt, in die Sprache derselben übersetzt, wobei freilich nur wenige gänzlich ungeändert geblieben, bei vielen geradezu entgegengesetzte Ausdrücke den PLATEAU'schen substituirt sind.[5]

Das bereits mehrfach (pag. 727 und 751) zur Sprache gekommene FICK'sche Phänomen ist, wie aus dem Vorhergehenden folgt, zu den Irradiationserscheinungen zu rechnen. Ein horizontaler weisser Streifen auf schwarzem Grunde erscheint breiter als ein gleichbreiter verticaler, weil das Auge in Folge der verschiedenen Krümmung der brechenden Flächen in horizontaler und in verticaler Richtung nicht gleichzeitig für horizontale und verticale Linien accommodirt sein kann. Es pflegt sich bei Betrachtung einer Figur für die horizontalen Linien zu accommodiren, so dass demnach die verticalen Linien durch Bildung von Zerstreuungskreisen irradiiren und so das Phänomen erklären.

Von den bisher beschriebenen und erklärten Irradiationserscheinungen ist eine andere Art ihrem Wesen nach streng zu unterscheiden, auf welche zwar wörtlich die Bezeichnung Irradiation der Erscheinungsweise nach besser passt, welche aber ebensowenig aus fehlerhafter Accommodation, als nach PLATEAU aus einer wellenartigen Ausbreitung der Netzhauterregung zu erklären ist. Es ist die häufig zu beobachtende Erscheinung, dass ein hellleuchtendes Object, z. B. das Sonnenbildchen in einem Thautropfen, oder auf einer Thermometerkugel strahlig erscheint, und zwar blitzende discrete Strahlen, die oft irisiren, radial nach allen Richtungen weit über seine wirklichen Gränzen hinauswirft. Leicht kann man sich überzeugen, dass dieses Phänomen auch bei vollkommener Accommodation nicht verschwindet, also nicht auf dem Vorhandensein von Zerstreuungskreisen beruht, eine Annahme, welche schon durch die strahlige Form unmöglich gemacht wird. Derselbe Umstand weist auch ohne Weiteres die PLATEAU'sche Theorie zurück, da die „wellenartige Ausbreitung der Erregung" unmöglich in Form dieser discreten Strahlen geschehen könnte. Dass der strahligen Erscheinung ein genau ebenso geformtes Netzhautbild zu Grunde liegt, ist unseres Erachtens unbestreitbar, wodurch aber diese eigenthümliche Verzerrung dieses Bildes zu Stande kommt, ist noch nicht ganz sicher ausgemacht. Der Umstand, dass die Erscheinung bei thränendem Auge weit intensiver wird, deutet darauf hin, dass eine ungleiche Brechung der Lichtstrahlen durch die unebene Oberfläche der Thränenschicht die Ursache derselben ist, dass demnach die Erklärung mit der im folgenden Paragraphen zu erörternden Erklärung der Diplopie zusammenfällt. Nach Anderen ist es die Linse, welche durch ihren faserigen Bau, oder die sternförmig geformte Ausfüllungsmasse zwischen den Faserlagen die Erscheinung bedingt; PURKINJE[6] will sogar eine Einkerbung des Linsenrandes durch die Ciliarfortsätze damit in Zusammenhang bringen, was jedoch jedenfalls irrig ist. H. MEYER hat neuerdings diese Irradiationserscheinungen lediglich aus der sphärischen Abweichung des Auges zu erklären gesucht, fälschlich aber in diese Erklärung auch alle die oben beschriebenen wahren Irradiationserscheinungen hereingezogen. So treffliche Beweise MEYER für das Vorhandensein der sphärischen Aber-

ration giebt, so scheint uns doch durch seine Versuche die KEPLER'sche Lehre von der Entstehung der oben beschriebenen einfachen Phänomene durchaus nicht widerlegt. Nicht zu verwechseln mit dem oben beschriebenen Phänomen ist die bei verengter Lidspalte entstehende Erscheinung von langen nach oben und unten von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen, welche, wie H. MEYER neuerdings sehr scharfsinnig erwiesen, hervorgebracht werden durch die Reflection des Lichtes in dem Wall von Thränenfeuchtigkeit, welcher durch das Vorschieben des Augenlides an dessen Gränze entsteht, und welcher unterbrochen ist, aus lauter Viertelcylindern besteht.[8]

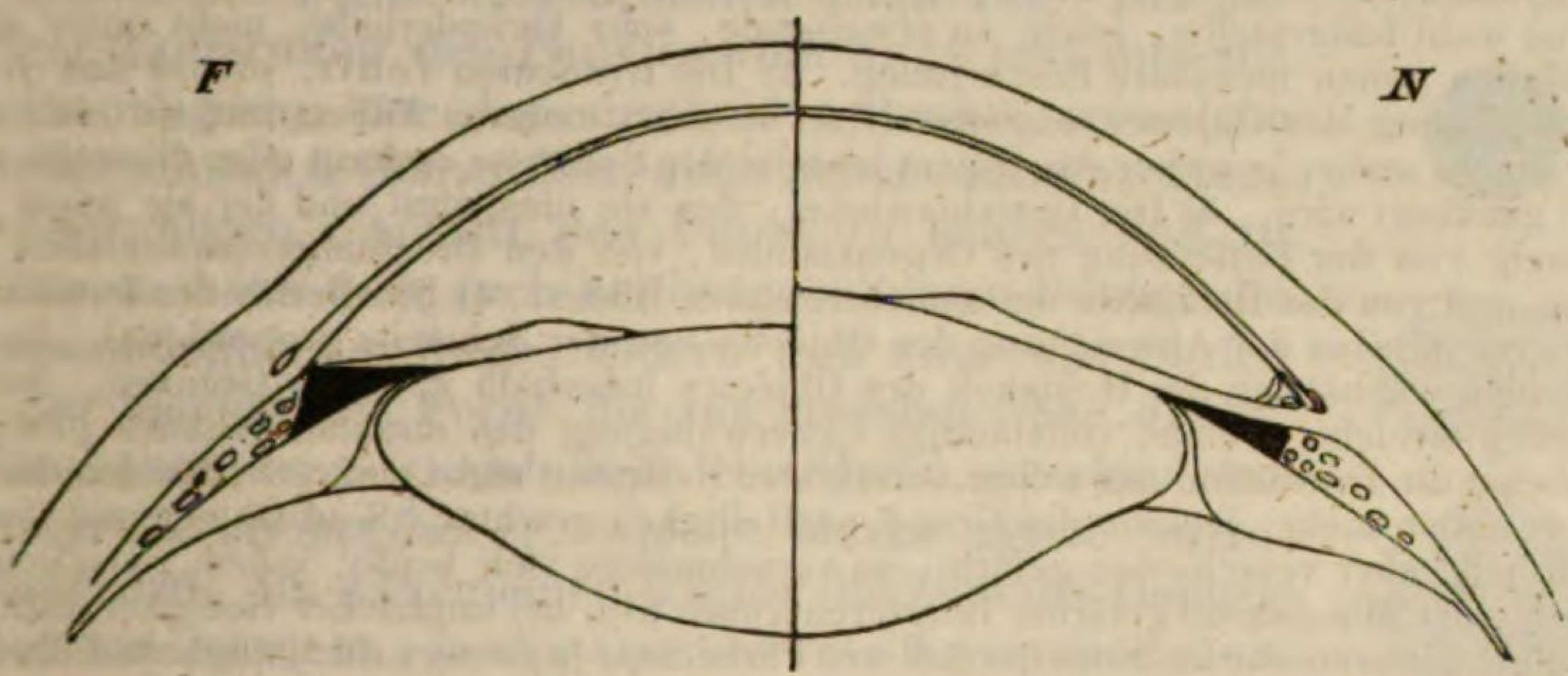
[1] Wir können nicht umhin, hier einen Nachtrag von höchster Wichtigkeit zu dem vorhergehenden vom Accommodationsmechanismus handelnden Paragraphen einzuflechten. Erst jetzt sind die ausführlichen Mittheilungen der Untersuchungen von HELMHOLTZ, *über die Formveränderungen der brechenden Apparate bei der Accommodation*, im *Arch. f. Ophthalmologie* von ARLT, DONDERS u. GRAEFE, I. Bd. 2. Abth. pag. 1 erschienen; wir theilen im Folgenden das Wesentlichste mit. HELMHOLTZ hat zu einer exacten Messung der Formen der verschiedenen brechenden Flächen nach den von ihnen gebildeten Spiegelbildern mit gewohntem Scharfsinn ein besonderes Instrument, welches er Ophthalmometer nennt, nach dem Princip des bekannten „Heliometers", dessen sich die Astronomen bedienen, construirt; es erfüllt dasselbe den Zweck, die kleinen Spiegelbilder trotz der unvermeidlichen kleinen Bewegungen derselben, welche die Verrückungen des Kopfes herbeiführen, vollkommen genau messen zu können. Einrichtung und Gebrauch des Instrumentes müssen wir im Original nachzulesen überlassen. HELMHOLTZ hat zunächst mit demselben eine genaue Bestimmung der Form der vorderen Hornhautfläche ausgeführt; er fand dieselbe einem Ellipsoid, welches durch Umdrehung einer Ellipse um ihre grössere Achse erzeugt ist, entsprechend; der Scheitel des Ellipsoides fällt ziemlich genau mit der Mitte der Hornhaut zusammen, weicht aber merklich von der Gesichtslinie ab, welche vom Scheitel aus nach der Nasenseite hin liegt. Die Werthe, welche HELMHOLTZ bei seinen Messungen an den Augen von drei Frauen gefunden hat, stimmen ziemlich mit den von SENFF gefundenen. Wir führen die Zahlen an; a bedeutet die halbe grosse, b die halbe kleine Achse der Ellipse, ϱ den Krümmungsradius im Scheitel, ε die Excentricität (den Abstand der Brennpunkte, dividirt durch die grosse Achse), α den Winkel der Gesichtslinie mit der grossen Achse (nach der Nasenseite zu), die Zahlen bedeuten Millimeter.

	a	b	ϱ	ε^2	α
I	13,027	9,777	7,338	0,4367	4° 19′
II	10,100	8,788	7,640	0,2430	6° 43′
III	11,711	9,772	8,154	0,3037	7° 35′

Der Durchmesser der Basis der Hornhaut, welche überall eine auf der grossen Achse der Ellipse senkrechte Ebene darstellt, betrug 11,640—12,092 Mm., der Abstand des Hornhautscheitels von der Basis 2,511—2,560 Mm. Interessant ist der von HELMHOLTZ gelieferte Nachweis, dass die Krümmung der Hornhaut sich ändert, wenn der Druck, unter welchem die Flüssigkeiten im Auge stehen, erhöht oder erniedrigt wird, und zwar, dass im ersteren Falle die Hornhaut flacher, im letzteren stärker gewölbt wird. Die Form der hinteren Hornhautfläche an Lebenden durch entsprechende Messungen der von ihr gelieferten Spiegelbilder genau zu bestimmen, gelang HELMHOLTZ nicht, wegen der geringen Intensität dieser Bilder und ihrer Verdeckung durch die intensiven Bilder der vorderen Fläche (welche sich auch nicht mit Hülfe von Polarisationsapparaten eliminiren liessen). Messungen an senkrechten Hornhautschnitten ergaben, dass in den mittleren Theilen die Dicke der Hornhaut fast überall die gleiche ist, dass sie erst in der Nähe des Randes schnell zunimmt. Uebereinstimmend mit SENFF und CRAMER fand HELMHOLTZ nicht die geringste Veränderung der Hornhautkrümmung mit dem Wechsel der Accommodation für Ferne und Nähe. Dagegen hat HELMHOLTZ, wie

schon oben erwähnt, die beträchtliche Veränderung der vorderen Linsenfläche mit der Accommodation bestätigt und genauer bestimmt. Es lässt sich diese Veränderung schon aus der Lageveränderung der Iris erkennen, deren Pupillarrand, wie HELMHOLTZ beweist, der vorderen Linsenfläche anliegt (die Entfernung der Pupillarebene vom Scheitel der Hornhaut fand er bei den drei Augen 4,024, 3,597 und 3,739 Mm. unter gleichen Verhältnissen). Es lässt sich nämlich nachweisen, dass die Iris mit der Accommodation folgende Veränderungen erleidet: erstens verengt sich die Pupille beim Nahesehen, erweitert sich beim Fernsehen, zweitens aber rückt beim Nahesehen der Pupillarrand nach vorn, während sich der peripherische Theil der Iris nach hinten bewegt. Die Verschiebung des Pupillarrandes ist leicht zu beobachten. Betrachtet man das Auge einer Person von der Seite und etwas von hinten, so sieht man, während dasselbe einen fernen Gegenstand fixirt, die dunkle Pupille fast ganz hinter dem Rand der Sclerotica verschwinden, beim Nahesehen dagegen auffallend hervortreten, sich der perspectivischen Gränzlinie der Cornea beträchtlich nähern. HELMHOLTZ fand die Grösse der Verschiebung des Pupillarrandes (bei dem grössten Wechsel der Accommodation?) bei einem Auge = 0,44 Mm., bei dem zweiten = 0,36 Mm.; ein kleinster Theil der Verschiebung kommt auf Rechnung der Pupillenverengerung beim Nahesehen, wobei sich ja der Rand auf der convexen Fläche der vorderen Linsenfläche verschiebt, der grösste Theil dagegen rührt von dem Vorrücken der vorderen Linsenfläche selbst her. Dass dieses Vorrücken des Pupillarrandes nur möglich ist, wenn sich in entsprechendem Grade der peripherische Theil der Iris nach hinten bewegt, lässt sich *a priori* mit Bestimmtheit behaupten, sobald wir wissen, dass die Hornhautform unverändert bleibt, der *humor aqueus* aber natürlich incompressibel ist, also Raum zum Ausweichen haben muss; HELMHOLTZ hat dieses Zurückweichen der Peripherie direct durch einen sinnreichen Versuch nachgewiesen, dessen genauere Erörterung uns hier zu weit führen würde. Das Wesen desselben ist, dass die halbmondförmige kaustische Linie, in welcher die Strahlen eines von der Seite das Auge beleuchtenden Lichtes auf der Iris vereinigt werden, bei der Accommodation für die Nähe sich dem Rande nähert, beim Fernsehen sich davon entfernt, wie man an seinem eigenen Auge mittelst eines Spiegels beobachten kann. Die Grösse der Krümmung der vorderen Linsenfläche und ihre Veränderung mit der Accommodation des Auges für die Nähe hat HELMHOLTZ ebenfalls nach einer besonderen Methode mit Hülfe des Ophthalmometers genau für jedes Auge zu messen gelehrt. Die Vermehrung der Wölbung dieser Fläche, die Verkleinerung ihres Krümmungshalbmessers ist eine beträchtliche; bei dem einen Auge, welches HELMHOLTZ untersuchte, verkürzte sich z. B. dieser Radius beim Nahesehen von 11,9 Mm. auf 8,6 Mm., bei dem anderen von 8,8 Mm. auf 5,9 Mm. Was die hintere Linsenfläche betrifft, so hat HELMHOLTZ auch für diese Methoden zur Bestimmung ihres Ortes, ihrer Krümmungen und der Veränderung derselben mit der Accommodation angegeben, und bei seinen Bestimmungen interessante Resultate erhalten. Er fand zunächst, dass die Achse der Linse nicht mit der Verlängerung der Hornhautachse zusammenfällt, dass der Krümmungsmittelpunkt des Scheitels der Hornhaut auf der Nasenseite der Linsenachse, oder eines beide Linsenflächen senkrecht schneidenden Lichtstrahles liegt, ferner, dass die Dicke der Linse im Leben geringer ist, als nach dem Tode, endlich, dass bei der Accommodation des Auges für die Nähe die hintere Linsenfläche zwar ihren Platz nicht merklich ändert, aber sich ebenfalls etwas stärker wölbt. Fassen wir demnach die Accommodationsveränderungen des Auges bei der Einrichtung für die Nähe noch einmal zusammen, so finden wir: 1) die Pupille verengt sich; 2) der Pupillarrand der Iris bewegt sich nach vorn, ihre Peripherie weicht zurück; 3) die vordere Linsenfläche wölbt sich stärker und ihr Scheitel bewegt sich nach vorn; 4) die hintere Linsenfläche wölbt sich ebenfalls etwas stärker, verändert aber ihren Platz nicht merklich. Die Linse wird also in der Mitte dicker, während sich ihre queren Durchmesser verkürzen müssen. Die Grösse dieser einzelnen Veränderungen, wie sie HELMHOLTZ bei seinen Messungen fand, reicht hin, den ganzen Accommodationsumfang des Auges zu erklären. Wir fügen als Anhaltepunkt die treffliche Abbildung von HELMHOLTZ bei, welche einen Durchschnitt der in Rede stehenden Theile des Auges in der Weise darstellt, dass die linke mit *F* bezeichnete Hälfte der Figur Form und Lage dieser Theile beim Fernsehen, die rechte mit *N* bezeichnete die Verhältnisse beim Nahesehen und zwar nach den von HELMHOLTZ in einem Falle durch directe Messung gefundenen Werthen in 5maliger Vergrösserung darstellt. Die Theorie des Mechanismus der Accommodation, welche HELMHOLTZ zum Schlusse seiner trefflichen Abhandlung giebt, stimmt nicht ganz vollständig mit der von CRAMER aufgestellten, die wir im vorigen §. erörtert haben. Es resultiren nach ihm die Form- und Lageveränderungen der Krystalllinse aus einer gemeinschaftlichen Thätigkeit der Iris und des

tensor chorioideae, während CRAMER die adaptirende Kraft allein in der Iris, und zwar in einer gleichzeitigen Contraction ihrer Rings- und Radialfasern sucht. Die Theorie von CRAMER verträgt sich nicht mit der von HELMHOLTZ beobachteten Thatsache, dass die hintere Linsenfläche ihre Lage unverändert beibehält, und dabei stärker gewölbt wird.



Diese Thatsache setzt zugleich voraus, dass die Linse in ihren Aequatorialdurchmessern verkleinert wird, es müssen daher auf die Linsenränder Kräfte wirken, welche diese Verkleinerung hervorbringen. HELMHOLTZ ist geneigt anzunehmen, dass im ruhenden Zustand (Adaption für die Ferne) die Zonula durch Spannung die Linse abplatte, dass diese Spannung aufgehoben werde durch die Contraction des Tensor, welcher gleichzeitig die peripherischen Irisparthien zurück-, und das hintere Ende des mit der Zonula eng zusammenhängenden Ciliarkörpers nach vorn zieht. So scharfsinnig die Theorie von HELMHOLTZ, so trefflich sie mit der Anatomie und der Mechanik stimmt, so bleibt sie doch ebenfalls vorläufig nur eine Hypothese, welcher neben anderen möglichen Einwänden, wie den früher erörterten Theorien, die von RUETE behauptete Adaptionsfähigkeit bei völlig mangelnder Iris entgegensteht. Vergl. RUETE, *comment. de irideremia congenita ejusque vi in facultatem accomod. ocul.* Programm, Leipzig 1855. — Nachträglich machen wir ferner auf eine zweite höchst interessante Arbeit aufmerksam, welche unter DONDERS' Leitung ausgeführt, soeben erschienen ist: C. G. VAN REEKEN, *disquisitio microscopico-anatomica inaug. de apparatu oculi accommod. Traj. ad Rhen.* 1855 und *Onderzoek. ged. in het phys. labor. der Utrechtsche hoogesch. Jaar VII* (1854—55) pag. 248. Es sind in derselben die Ergebnisse sorgfältiger anatomischer Untersuchungen aller der bei dem Accommodationsmechanismus in Frage kommenden Gebilde des Auges niedergelegt, und zwar zum Theil von älteren Ansichten sehr abweichende Angaben. REEKEN stimmt mit HELMHOLTZ überein, und beweist wohl zweifellos, dass die Iris mit ihrer Hinterfläche auf der Linsenkapsel unmittelbar aufliegt, er weicht von HELMHOLTZ in Betreff der Beschreibung der *processus ciliares* ab, welche er nicht bis zum Aequator der Linse, noch viel weniger bis vor ihre Vorderfläche reichen lässt; er kam ferner zu dem abweichenden Ergebniss, dass die Cornea nach dem Rande zu sich beträchtlich verdünnt, nicht aber, wie HELMHOLTZ angiebt, verdickt. Besonders sorgfältig ist der Verlauf und die Verbindungen der Bündel des *tensor chorioideae* mit der *membrana Descemetii*, der *chorioidea* und den *processus ciliares* erörtert. Es entspringt derselbe vor der Insertionsstelle der Iris an der Uebergangsstelle der Cornea in die Sclera, und zwar von einem sehr dichten elastischen Netz, welches das Gewebe der letzteren als Innenwand des SCHLEMM'schen Canales bildet, und den elastischen Platten, in welche sich hier die *membrana Descemetii* spaltet. Die äussersten Bündel des Muskels sind sehr lang (4 Mm.) und reichen bis ziemlich zur *ora serrata* herab, die inneren kürzeren Bündel verlieren sich längs der ganzen Aussenfläche des *corpus ciliare* in dessen Gewebe. Die Chorioidea spaltet sich an der Stelle, bis zu welcher die längsten Muskelbündel herabreichen, in mehrere Platten, von denen eine zwischen Muskel und Sclera nach vorn dringt, um mit den elastischen Platten der DESCEMET'schen Haut zu verschmelzen, einzelne zwischen die Muskelbündel dringen, die innersten sich zum *corpus ciliare* verdicken. Wir müssen leider in Betreff der Einzelheiten auf das Original verweisen, da uns die Wiedergabe der Beschreibung und der hierzu unentbehrlichen Abbildungen zu weit führen würde. Auf die gewonnenen anatomischen Thatsachen eine Theorie des Accommodationsmechanismus mit Sicherheit zu gründen, ist auch v. REEKEN ausser Stande. — [2] KEPLER, *ad Vitellionem paralipomena, quibus astronomiae pars optica*

traditur. Francof. 1804. — [3] Welcker, *über Irradiation und einige andere Erscheinungen des Sehens*, Giessen 1852. — [4] Plateau, *Mém. de l'acad. de Bruxelles*, Tom. XI, deutsch in Poggendorf's *Ann.* 1842, Ergänzungsband I. pag. 79, 193 u. 405. — [5] Die wichtigsten Plateau'schen Irradiationsgesetze in der Welcker'schen Uebersetzung in die physikalische Theorie (a. a. O. pag. 160) lauten folgendermaassen: 1) Die Irradiation ist eine wohl festgestellte, leicht zu erweisende, sehr veränderliche, nicht unter allen Umständen genau messbare Erscheinung. 2) Die Irradiation fehlt, sobald das Auge der Entfernung des Objectes angepasst ist, in allen anderen Fällen tritt sie ein, und zwar um so mehr, je weiter das Object jenseits der Sehweite entfernt oder diesseits dem Auge genähert wird. 3) Der Gesichtswinkel, den sie umspannt und der sie misst, ist abhängig von der Entfernung des Gegenstandes, von den Brechungsverhältnissen des Auges und von der Helligkeit der concurrirenden Bilder. 4) Die Breite der Irradiation ist *ceteris paribus* der Abweichung des Objectes von der Sehweite proportional. 5) Die Irradiation wächst mit der Helligkeit des Objectes innerhalb gewisser Gränzen. Ist die Helligkeit erreicht, welche vollständige Ueberwältigung des dunklen Grundes bewirkt, so wächst die Irradiation mit weiter verstärkter Helligkeit nicht mehr. 6) Die Irradiation verliert um so mehr, jemehr der Grund an Helligkeit gewinnt. Sind Object und Grund gleich hell, aber verschieden gefärbt, so verschmälern sich beide, indem zwischen sie der mit einer Mischfarbe gefärbte Interferenzraum tritt, bei ungleicher Helligkeit fällt die Mischfarbe umsomehr im Sinne der helleren Farbe aus, je grösser die Helligkeitsdifferenz. 7) Irradiation durch zu grosse Entfernung des Gegenstandes nimmt zu, Irradiation durch zu grosse Nähe nimmt ab mit der Dauer des Anschauens. 8) Irradiation wegen zu grosser Nähe des Objectes wird vermindert durch convergirende, erhöht durch divergirende Linsen, bei Irradiation durch zu grosse Ferne verhält es sich umgekehrt, jede Linse hebt bei einer bestimmten Entfernung die Irradiation gänzlich auf, bei derjenigen, in welcher Auge *plus* Linse dem Object accommodirt ist. — In Bezug auf die Methode, die Grösse der Irradiation in verschiedenen Entfernungen zu messen, verweisen wir ebenfalls auf Welcker's Buch pag. 18. — [6] H. Meyer (in Leipzig) *über die Strahlen, die ein leuchtender Punkt beim Senken der Augenlider im Auge erzeugt*, Poggendorf's *Ann.* Bd. LXXXIX. pag. 429 und *über die sphärische Abweichung des menschlichen Auges*, ebendaselbst pag. 540.

§. 234.

Doppeltsehen mit einem Auge. Auch die unter dem Titel *diplopia monophthalmica* zusammengefassten Erscheinungen stehen in nächster Beziehung zur Lehre von der Accommodation, da eine der wesentlichen Bedingungen ihres Zustandekommens ein der Entfernung des Objectes nicht entsprechender Accommodationszustand des Auges ist. Betrachten wir zunächst die Erscheinungen selbst. Sie bestehen im Allgemeinen darin, dass man von einem einfachen Object bei Betrachtung mit einem Auge zuweilen zwei oder auch mehrere meist sich theilweise deckende undeutliche Bilder wahrnimmt, das Zerstreuungsbild in mehrere durch dunkle Parthien zerspalten erscheint. Die Erscheinung kann sich bei jedem gesunden Auge zeigen, am häufigsten und leichtesten wird sie bei Kurzsichtigen beobachtet, wie sich aus den zu erörternden Ursachen des Phänomens leicht erklärt; zur Wahrnehmung derselben, also auch zum Gelingen der Versuche, gehört eine aufmerksamere Prüfung der Gesichtsempfindungen, als zu mancher anderen optischen Erscheinung. H. Meyer,[1] welcher der Diplopie zuerst ein genaueres Studium gewidmet hat, giebt eine Menge schöner Versuche zu ihrer Demonstration an; am instructivsten und am leichtesten ausführbar dürften folgende sein. Bringt man einen auf weisses Papier gezeichneten schwarzen Punkt von $^1/_2$—1‴ Durchmesser in die bequeme Sehweite,

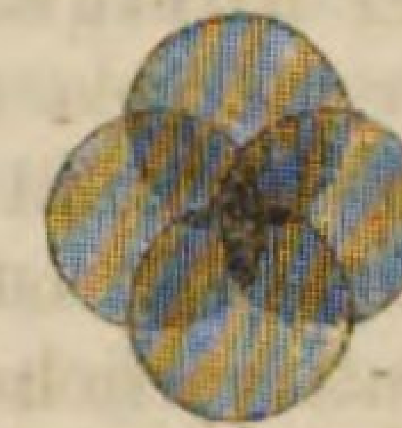
und nähert ihn allmälig mehr und mehr dem Auge, so löst er sich in zwei nebeneinander stehende theilweise sich deckende, mit der weiteren Annäherung mehr auseinander rückende, und endlich in vier Punkte in der durch die Figur ausgedrückten Lage auf. Bei allmäliger Entfernung des Punktes vom Auge tritt dieselbe Erscheinung ein, nur dass die beiden Punkte, in welche der eine zunächst sich auflöst, nicht neben- sondern übereinander liegen. Anstatt den Punkt zu nähern und zu entfernen, kann man auch bei festgehaltenem Punkte die Accommodation des Auges ändern und zwar alle Stufen von der möglichsten Ferne bis zur grössten Nähe durchlaufen lassen; es zeigt sich dann eine Reihe verschiedener Formen der Doppelbilder, welche MEYER genau aufgezeichnet hat. Im Allgemeinen wächst die Zahl der Doppelbilder um so mehr, je unpassender die Accommodation. Nähert man ein aus zwei Linien gebildetes Kreuz dem Auge, so verdoppelt sich zunächst die verticale Linie (*b* entsprechend), später die horizontale (*c* entsprechend), umgedreht verhält es sich bei allmäliger Entfernung des Kreuzes aus der deutlichen Sehweite.



a



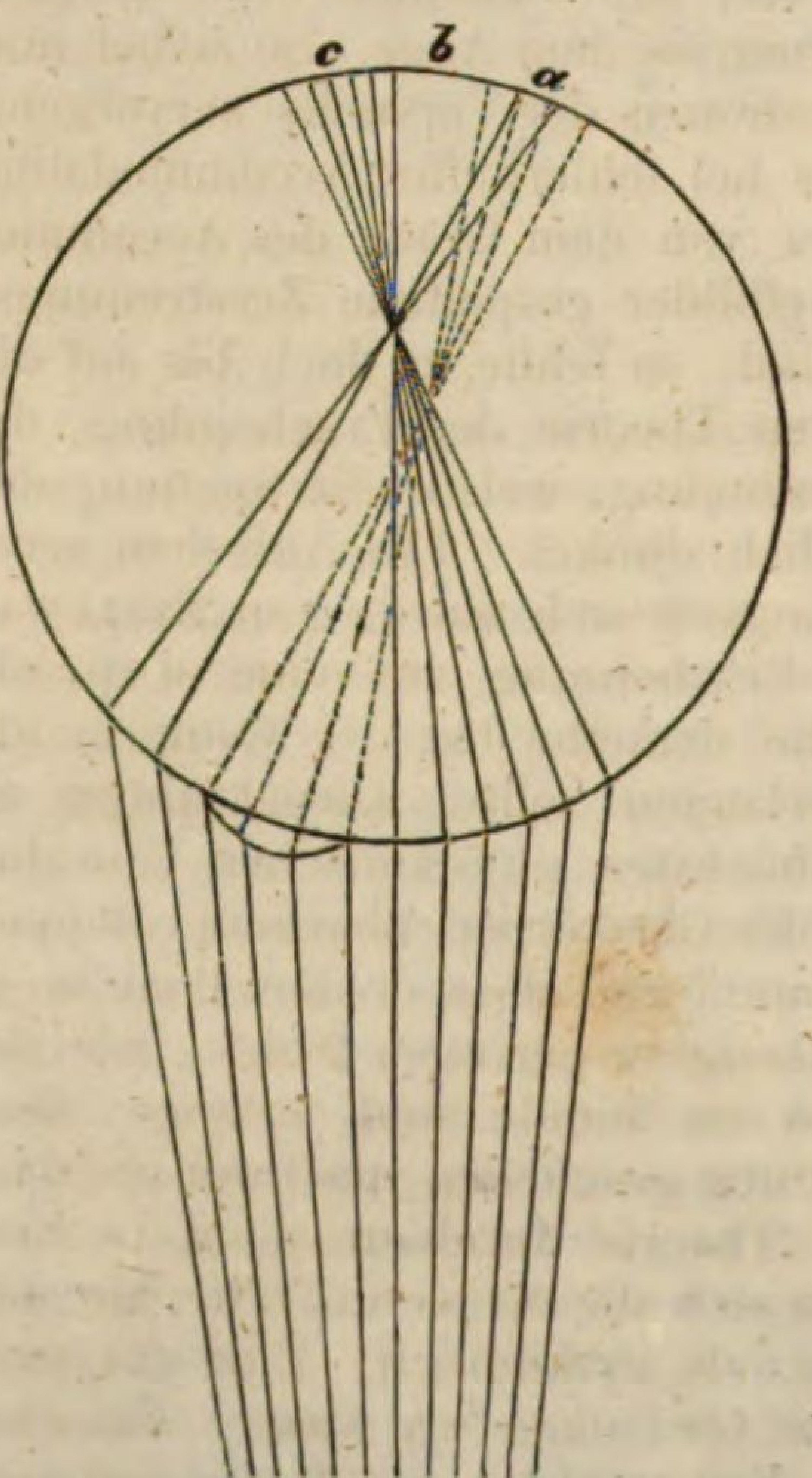
b



c

Stellt man mehrere Lichter hintereinander auf, und fixirt mit einem Auge das vorderste, so erscheinen die folgenden doppelt, und weiter vervielfältigt, je ferner sie dem Auge. So sicher nun aus diesen und allen möglichen Modificationen der Versuche hervorgeht, dass die Erscheinung des Doppeltsehens bei fehlerhafter Accommodation eintritt, dass die Zahl der Doppelbilder von dem Grade des Accommodationsfehlers abhängt, dass die Doppelbilder gespaltene Zerstreuungsbilder des betrachteten Gegenstandes sind, so fehlte es doch bis auf die neueste Zeit gänzlich an einer haltbaren Theorie der Erscheinung; die nothwendig vorauszusetzende zweite Bedingung, welche die Spaltung der Zerstreuungsbilder bewirkt, war gänzlich dunkel. Ein Aufsehen erregender, aber sicherlich irriger Erklärungsversuch wurde von STELLWAG VON CARION[2] gemacht, welcher die Erscheinung auf eine d o p p e l t b r e c h e n d e Kraft des Glaskörpers, die derselbe bei der Compression durch den Accommodationsapparat erlangen sollte, zurückführen zu können glaubte. Abgesehen von der höchsten physikalischen Unwahrscheinlickeit, dass eine Flüssigkeit, wie der Glaskörper, überhaupt doppelt brechende Eigenschaften annehmen könne, und dass er dieselben in so hohem Grade durch einen verhältnissmässig so geringen Druck, wie ihn die Accommodationsmuskeln auszuüben im Stande sind, erlange, lässt sich, wie von GUT[3] unter A. FICK's Leitung geschehen, nachweisen, dass die Erscheinungen selbst mit dieser Theorie durchaus nicht in Einklang zu bringen sind. Ebenso erweist sich die STELLWAG'sche Angabe, dass die beiden Bilder polarisirt wären, als irrthümlich. Eine exactere, besser begründete Theorie der Diplopie verdanken wir FICK.[4] Ein einfacher Versuch beweist zunächst, dass die verschiedenen Bilder von verschiedenen, schon bei dem Durchgang durch die Pupille getrennten Strahlenbündeln herrühren, und zwar dass (bei zu nahen Gegenständen,

wie wohl von Fick hinzuzufügen vergessen worden ist) jedes Bild durch ein Strahlenbündel entsteht, welches auf derselben Seite, auf welcher das Bild liegt, durch die Pupille getreten ist. Hat man zwei übereinander gelegene Doppelbilder, so verschwindet, wenn man eine Messerschneide dicht vor der Pupille von oben nach unten bewegt, zuerst das oberste, bei der entgegengesetzten Bewegung zuerst das unterste. Es entsteht nach Fick von einem leuchtenden Objectpunkt ein Doppelbild, d. h. ein in zwei oder mehrere Parthien gespaltener Zerstreuungskreis, sobald durch irgend eine Unregelmässigkeit, eine Erhabenheit auf der Oberfläche der Cornea ein Theil des divergirenden Strahlenbüschels eine etwas andere Ablenkung erfährt, als der übrige. Den evidenten Beweis für diese Erklärung führt Fick an der *camera obscura*. Bringt man vor die Objectivlinse derselben einen hellen Punkt, so erscheint, wenn die Kammer auf diesen Punkt nicht eingestellt ist, auf der matten Glastafel im Hintergrund ein einfacher continuirlicher Zerstreuungskreis nach bekannten Gesetzen; bringt man jetzt auf die Vorderfläche der Linse einen Tropfen Oel, so spaltet sich der Zerstreuungskreis genau in derselben Weise, wie bei dem Doppeltsehen mit einem Auge. Der Zerstreuungskreis wird discontinuirlich, es erscheinen in demselben helle durch dunkle Parthien geschieden. Wird jetzt die Kammer auf den Punkt scharf eingestellt, so verwandelt sich das Bild in einen scharfen Punkt, welcher nur von einem hellen, aber nicht discontinuirlichen Schimmer umsäumt ist. Bringt man statt eines Oeltropfens mehrere, oder Oelstreifen auf der Linse an, so ändert sich die Erscheinung nicht wesentlich, es ändern sich höchstens die Dimensionen der hellen und dunklen Parthien und eine oder die andere der Parthien verschwindet vielleicht. Beifolgende Figur erläutert die physikalische Entstehung der Discontinuität des Zerstreuungskreises. Die divergirenden Strahlen kommen vor der auffangenden hinteren Wand zur Vereinigung. An einer Stelle der Vorderfläche befindet sich eine Erhabenheit, welche die sie treffenden Strahlen stärker ablenkt. Es muss sich dem entsprechend im Zerstreuungsbild eine sehr helle Stelle a, in welcher die regelmässig gebrochenen und die durch die Erhabenheit abgelenkten Strahlen zusammenfallen, zeigen, auf dieselbe eine Stelle b, wo gar keine regelmässig gebrochenen Strahlen hinfallen, also eine dunkle



Stelle, und dann eine von der Mehrzahl der regelmässig gebrochenen Strahlen beleuchtete Stelle *c* folgen, wie die Figur klar beweist. Die völlige Uebereinstimmung der Erscheinungen an der *camera obscura* und im Auge lässt kaum einen Zweifel übrig, dass es Thränentröpfchen auf der Oberfläche der Cornea sind, welche die Diplopie bedingen; zu Gunsten dieser Erklärung spricht noch ganz besonders die von FICK hervorgehobene Thatsache, dass die Vertheilung von Hell und Dunkel im Zerstreuungsbild sich ändert, sobald man das Augenlid über die Cornea hinbewegt, und dadurch die Vertheilung der Thränenflüssigkeit ändert.

So plausibel diese Erklärung der Diplopie im Allgemeinen, so scheint uns doch bei der Variabilität der angenommenen Ursache die Regelmässigkeit der Erscheinungen, wie sie besonders von MEYER beobachtet wurde, noch einer näheren Begründung bedürftig. Es ist bewiesen, wie durch Erhabenheit auf der Cornea ein Doppelbild entstehen kann, aber nicht, warum z. B. bei Betrachtung eines Kreuzes unter den angegebenen Accommodationsbedingungen regelmässig entweder die horizontale oder die verticale Linie zuerst sich verdoppelt, wenn anders diese Regelmässigkeit eine bei allen Augen stattfindende, gesetzmässige ist.

[1] H. MEYER, *physiologisch-pathologische Versuche und Untersuchungen*, HENLE und PFEUFER's *Ztschr*. A. F. Bd. V. pag. 368. Es findet sich daselbst auch eine Kritik einer älteren sehr ausführlichen, aber höchst unphysikalischen und unphysiologischen Arbeit von DECONDÉ über die Diplopie; wir erwähnen dieselbe, weil DECONDÉ unter den 12 von ihm angenommenen möglichen Ursachen der Diplopie *sub* 11 auch die Gegenwart von Thränen auf der Cornea, also die von FICK nachgewiesene, erwähnt, ohne sie jedoch einer weiteren gründlichen Erörterung zu würdigen. — [2] STELLWAG V. CARION, *über Diplopia monophthalmica*, *Denkschr. der Wiener Acadèmie*, Bd. V. STELLWAG meint, dass der Glaskörper durch den Accommodationsdruck auf dieselbe Weise doppeltbrechende Kraft erhalte, wie ein Glaswürfel in der FRESNEL'schen Presse. — [3] GUT, *über Doppeltsehen mit einem Auge*, *Inaug. Diss.*, mitgetheilt von A. FICK, HENLE u. PFEUFER's *Ztschr*. N. F. Bd. IV. pag. 393. Die geometrische Beweisführung für die Unrichtigkeit der STELLWAG'schen Theorie ist kurz folgende. Erlangte der Glaskörper durch den Accommodationsdruck Doppelbrechung, so müsste diese, da der Druck symmetrisch um die Sehachse wirkt, der eines einachsigen Krystalles gleich sein; die optische Achse mit der Sehachse zusammenfallen. Es müsste demnach um diese Richtung herum Alles symmetrisch geschehen; dies geschieht aber nicht, da factisch auch ein in der Verlängerung der Sehachse liegender Punkt doppelt erscheinen kann. — [4] A. FICK, *das Mehrfachsehen mit einem Auge*, HENLE u. PFEUFER's *Ztschr*. N. F. Bd. V. pag. 277.

§. 235.

Sphärische Aberration. Es ist aus der Physik bekannt, dass man mit dem Ausdruck „sphärische Aberration, Abweichung wegen der Kugelgestalt", die Eigenschaft jedes durch sphärische Flächen begränzten Brechungskörpers, nicht alle auf die brechende Fläche in verschiedenen Abständen von der Achse treffenden Strahlen in einen einzigen Brennpunkt, sondern die der Achse näher auftreffenden Strahlen später, als die von derselben entfernteren, zur Vereinigung zu bringen, bezeichnet. Treffen z. B. parallele oder von einem beliebigen Punkte ausgehende homocentrische Lichtstrahlen auf eine von Kugel-

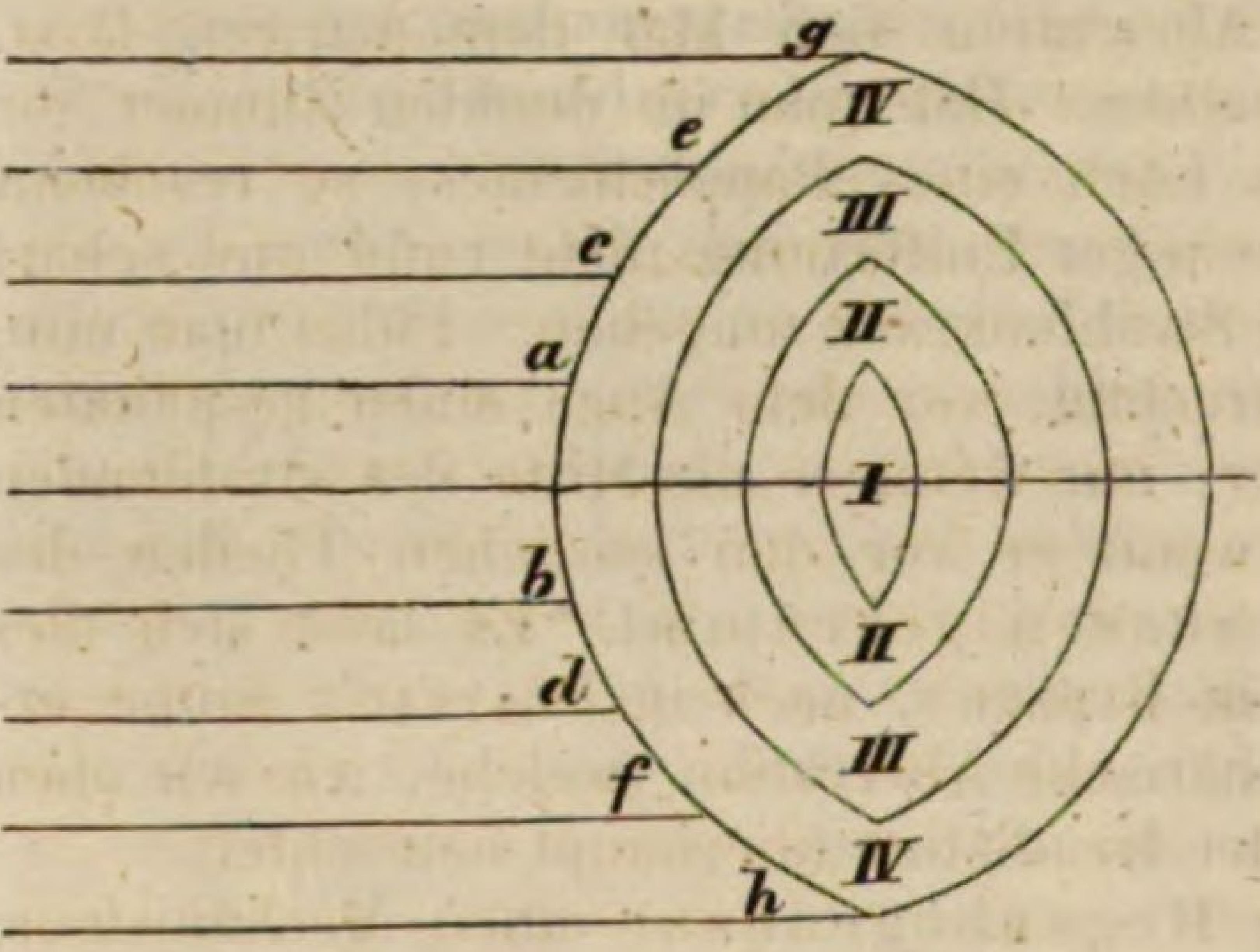
flächen begränzte biconvexe Linse, so haben dieselben hinter der Linse nicht einen einzigen conjugirten Vereinigungspunkt, sondern eine Reihe hintereinanderliegender Vereinigungspunkte, also eine Vereinigungslinie. Die der Achse zunächst auf die Vorderfläche treffenden centralen Strahlen werden relativ am wenigsten abgelenkt, ihr Vereinigungspunkt liegt am weitesten von der Hinterfläche der Linse entfernt; die äussersten Randstrahlen werden am meisten abgelenkt, convergiren am beträchtlichsten hinter der Linse und vereinigen sich der hinteren Linsenfläche am nächsten. Zwei Strahlen, die in gleichem Abstand von der Achse die Linse treffen, haben denselben Vereinigungspunkt, es vereinigen sich demnach alle in einem um den Krümmungsmittelpunkt der Linse gezogenen Kreis auftreffenden Strahlen in einem Punkt, dessen Abstand von der hinteren Linsenfläche sich nach der Grösse des Halbmessers jenes Kreises richtet. Es ist hier nicht der Ort, die physikalische Nothwendigkeit dieser verschiedenen Vereinigungsweiten aus den Brechungsgesetzen zu deduciren; wir erinnern ebenso nur an den praktisch wichtigen Satz, dass die relativ langsame Zunahme der Einfallswinkel für die in der nächsten Umgebung der Achse die Linse treffenden Strahlen nur eine so geringe Entfernung der zugehörigen Brennpunkte von einander bedingt, dass man sie, ohne die für praktische Zwecke nöthige Genauigkeit zu beeinträchtigen, als zusammenfallend betrachten kann, während in grösserer Entfernung von der Achse schon weit geringere Differenzen des Abstandes zweier Strahlen von der Achse ein weit beträchtlicheres Auseinanderrücken ihrer zugehörigen Brennpunkte bedingen. Wir setzen endlich aus der Physik hinlängliche Bekanntschaft mit den Mitteln voraus, durch welche der Fehler der sphärischen Aberration, welche nothwendig die Entstehung deutlicher Bilder unmöglich machen muss, bei den künstlichen dioptrischen Instrumenten möglichst auf ein Minimum reducirt wird. Diejenige ideale Krümmungsform der Linsenflächen, bei welcher die Abweichung gänzlich fehlt, wirklich ein einziger geometrischer Vereinigungspunkt aller Strahlen existirt, künstlich durch Schleifen herzustellen, ist bis jetzt noch nicht gelungen. Die Ausschliessung der Randstrahlen mittelst Blendungen (Diaphragmen) ist vorläufig zur möglichsten Verkleinerung der sphärischen Aberration bei unseren optischen Instrumenten noch unerlässlich.[1]

Untersuchen wir nun, wie sich der dioptrische Apparat unseres Auges in Bezug auf die sphärische Aberration verhält, welche Mittel zu ihrer Aufhebung oder Beschränkung zum unschädlichen Minimum daselbst vorhanden sind. Eine directe Bestimmung der Grösse der sphärischen Aberration, welche dem dioptrischen Apparat des Auges in Folge der Grösse und Form der Krümmung der verschiedenen brechenden Flächen zukommen muss, ist vorläufig nicht mit Genauigkeit ausführbar; einmal, weil diese Krümmungsformen selbst noch nicht alle genau genug bestimmt sind, und zweitens weil in dem Baue der Linse ein Moment gegeben ist, welches den durch die Krümmung bedingten Gang der in verschiedenem Abstand von der Achse durchgehenden Strahlen wesentlich modificirt. Wir können mit Sicherheit nur so viel sagen, dass das Linsen-

system des Auges von dem Fehler der sphärischen Aberration nicht gänzlich frei ist, derselbe aber durch verschiedene sogleich zu betrachtende Mittel so klein gemacht ist, dass der Deutlichkeit unserer Gesichtswahrnehmungen kein merklicher Eintrag geschieht. Eine Menge interessanter Versuche hat MEYER[2] neuerdings angegeben, durch welche das Vorhandensein der sphärischen Aberration sich klar demonstriren lässt. Wir erwähnen nur einen derselben. Hält man im dunklen Zimmer vor eine Lichtflamme ein kleines Loch eines Pappschirmes, so erscheint dasselbe bei Betrachtung aus einiger Entfernung nicht rund und scharf begränzt, sondern von einem Strahlenkranz umgeben. Führt man nun, während man dieses Bild betrachtet, vor dem Auge einen gespannten Faden vorüber, so erscheint er, nur wenn er die Mitte des strahlenden Punktes schneidet, gerade, wenn er vor den seitlichen Theilen des Strahlenkranzes liegt, nach aussen gekrümmt. Es lässt sich dies weder durch die Irradiation in KEPLER's, noch in PLATEAU's Sinne erklären, sondern nur durch sphärische Aberration (welche, wie wir oben sahen, MEYER als Bedingung der Irradiation überhaupt betrachtet).

Das Auge besitzt in der Regenbogenhaut einen Mechanismus, welcher neben anderen wichtigen Functionen die Bestimmung hat, als Diaphragma, als Blendung zu dienen. Es bildet dieselbe bekanntlich einen undurchsichtigen zwischen Hornhaut und vorderer Linsenfläche angebrachten Vorhang mit centraler, kreisförmiger, in ihrem Durchmesser veränderlicher Oeffnung, der Pupille, welche nur dem centralen Theil des durch die Hornhaut in die vordere Augenkammer gelangten Strahlenkegels den Eintritt in die Linse, und wiederum nur in die der Achse zunächst gelegenen Theile der Linse, nicht in deren Rand gestattet. In den Glaskörper treten daher weder Randstrahlen der Hornhaut, noch Randstrahlen der Linse, welche in Folge ihrer zu starken Convergenz zu weit vor dem Brennpunkte der centralen Strahlen sich vereinigen, auf dem auffangenden Schirm der Retina daher störende Zerstreuungskreise bilden würden. Da indessen der Durchmesser der Pupille, welcher durch später zu besprechende Momente bestimmt wird, ein sehr veränderlicher, und unter gewissen Bedingungen ein so beträchtlicher ist, dass den Lichtstrahlen auch durch solche Parthien der Linse der Durchgang gestattet wird, welche zu weit von der Achse entfernt sind, um eine zu vernachlässigende Grösse der Aberration zu bedingen, so musste noch durch ein anderes Mittel für die Verkleinerung dieses Fehlers gesorgt sein. Dieses Mittel finden wir in dem Bau der Linse, und zwar in dem Umstande, dass die concentrisch ineinander geschachtelten Schichten der Linse ein verschiedenes Brechungsvermögen besitzen, die brechende Kraft derselben von innen nach aussen abnimmt, wie oben bereits auseinandergesetzt ist. Den Einfluss dieser Verschiedenheit der Linsenschichten auf die sphärische Aberration möge umstehende schematische Figur anschaulich machen. Denken wir uns eine Linse aus vier concentrischen Schichten I, II, III, IV zusammengesetzt, von denen der Kern I am stärksten, die äusserste Schicht IV am schwächsten das Licht bricht, II und III mittlere Brechungscoëfficienten haben, so

leuchtet von selbst ein, dass von einem Strahlenbündel, welches die ganze Oberfläche der Linse trifft, jeder einzelne Strahl um so weniger und um so schwächer ablenkende Schichten passiren wird, je weiter von der Achse entfernt er die Linse trifft. Sämmtliche zwischen *a* und *b* auftreffende Strahlen werden an acht Begränzungsflächen abgelenkt, und müssen die am stärksten ablenkende Kernsubstanz I passiren; die zwischen *a* und *c*, oder *b* und *d* auftreffenden Strahlen werden dagegen nur an 6 brechenden Flächen abgelenkt, und zwar sind die ausfallenden Flächen gerade diejenigen, welche die am stärksten brechende Schicht I begränzen; die zwischen *e* und *g*, oder *f* und *h* auftreffenden Strahlen endlich passiren nur die am schwächsten brechende peripherische Schicht, werden nur an zwei Flächen abgelenkt. Daraus folgt nothwendig, dass die Gesammtablenkung, welche die zwischen *a* und *b* durchtretenden Strahlen erfahren, die grösste, grösser als die der zwischen *b* und *d* oder *a* und *c* durchtretenden, die, welche die äussersten zwischen *e* und *g* oder *f* und *h* durchtretenden Strahlen erleiden, die geringste sein muss. Derselbe Effect wird erreicht, wenn das Brechungsvermögen der einzelnen Schichten gleich, aber die Krümmungshalbmesser der sphärischen Begränzungsflächen in dem Sinne verschieden sind, dass die von innen nach aussen aufeinander folgenden Flächen immer grösser werdende Halbmesser besitzen. Da nun die sphärische Aberration dadurch hervorgebracht wird, dass die äusseren Strahlen zu stark abgelenkt werden, hinter der Linse daher zu stark convergiren, so ist leicht einzusehen, dass die Verminderung der Ablenkung dieser Strahlen in Folge der Schichtung den Fehler mehr weniger compensiren, bei einem günstigen Verhältniss der Brechungsexponenten oder der Krümmungshalbmesser der einzelnen Schichten gänzlich aufheben muss.

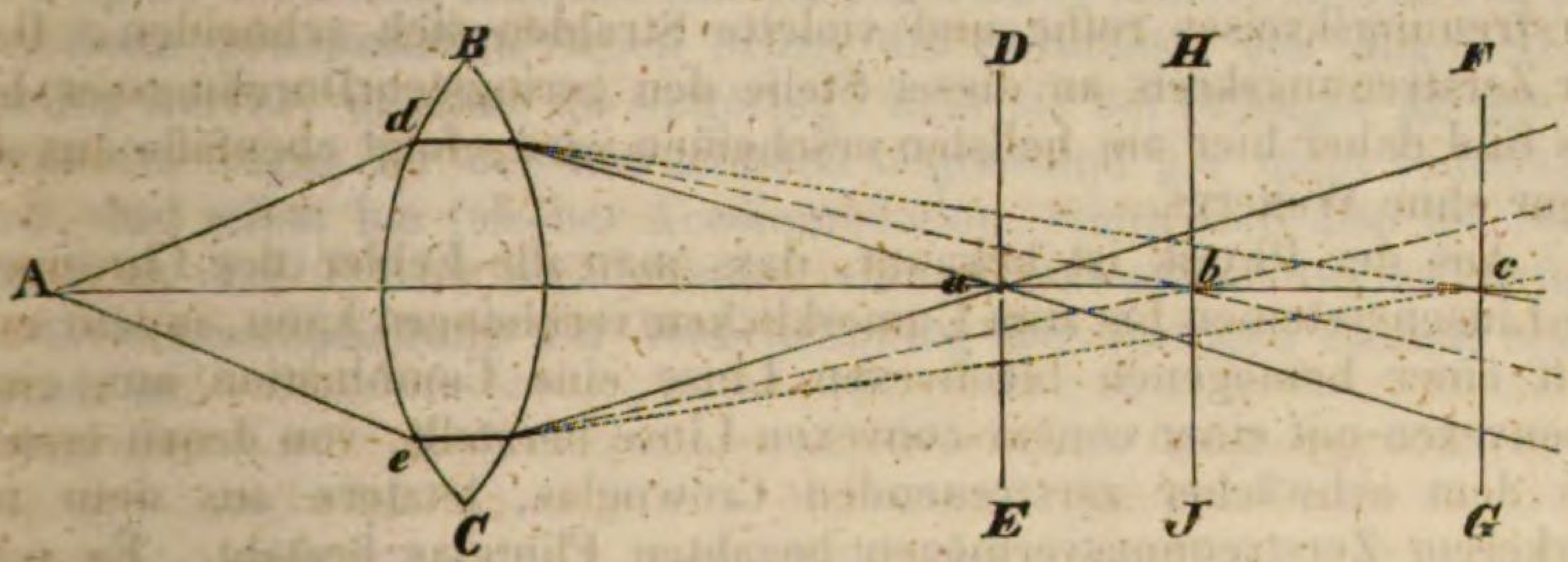


[1] Die Vollkommenheit der Aplanasie, welche man jetzt bei dem Schleifen der Linsen zu erreichen versteht, ist allerdings eine sehr bedeutende; insbesondere sind nach Petzval's Berechnungen achromatische Linsen (s. d. folg. §.) darstellbar, bei welchen zugleich die sphärische Aberration fast vollständig corrigirt ist. — [2] H. Meyer, *über sphärische Aberration des menschlichen Auges*, Poggendorf's *Ann.* Bd. LXXXIX. pag. 540.

§. 236.

Chromatische Abweichung des Auges. Man bezeichnet mit dem Namen: chromatische Abweichung oder Chromasie die bei jeder

einfachen Linse leicht zu beobachtende Erscheinung farbiger Säume um die von ihr erzeugten Bilder weisser Objecte. Wir deuten nur kurz die physikalische Erklärung dieses Phänomens an. Es ist bedingt durch die verschiedene Brechbarkeit der verschiedenen Farbenstrahlen, also der Lichtwellen von verschiedener Länge, aus denen das weisse Licht zusammengesetzt ist. Ihrer Brechbarkeit nach ordnen sich die verschiedenen Farbenstrahlen in absteigender Reihenfolge: Violett, Blau, Grün, Gelb, Orange, Roth; Violett wird durch brechende Medien am weitesten, Roth am schwächsten abgelenkt. Daraus folgt nothwendig, dass ein aus diesen Farben gemischter weisser Lichtstrahl bei seinem Durchgang durch eine Linse in seine Componenten zerlegt wird, und diese Componenten der genannten Reihenfolge entsprechend in verschiedenem Grade von dem Wege des einfallenden gemischten Strahles abgelenkt werden. Geht von einem vor der Linse befindlichen Leuchtpunkt A ein Kegel weisser Strahlen zu der Linse BC, so wird jeder Strahl in der Linse in



seine farbigen Componenten zerlegt, welche unter sich divergirend hinter der Linse weiter gehen; die Figur stellt dies für die Randstrahlen Ad und Ae dar; der Einfachheit wegen sind indessen nur drei Componenten gezeichnet, deren äusserste am schwächsten abgelenkte die rothen Strahlen, die innersten am stärksten abgelenkten die violetten Strahlen, die mittleren Strahlen von mittlerer Brechbarkeit also die gelben vorstellen. Es ergiebt sich ferner aus der Figur, dass (abgesehen von der sphärischen Aberration) alle die Strahlen, in welche die von einem Punkt A ausgegangenen zerlegt worden sind, sich unmöglich wieder in einem einzigen Brennpunkt vereinigen können, sondern dass die Strahlen jeder Farbe für sich besondere Brennpunkte bilden müssen. Die am stärksten abgelenkten violetten Strahlen convergiren hinter der Linse am beträchtlichsten, ihr Vereinigungspunkt a liegt daher der Linse am nächsten, die rothen am schwächsten abgelenkten Strahlen convergiren am schwächsten, ihr Brennpunkt c liegt daher am weitesten von der Linse entfernt, der Vereinigungspunkt b der in mittlerem Grade abgelenkten gelben Strahlen muss zwischen a und c in der Mitte liegen. Wollen wir nun das Bild des Punktes a hinter der Linse auffangen, so können wir keine Stelle für den auffangenden Schirm finden, an welcher derselbe ein farbloses punktförmiges Bild erhielte; wir mögen ihn in den Brennpunkt der

violetten, gelben, oder rothen Strahlen setzen, immer bilden sodann die übrigen Strahlen vor oder nach ihrer Vereinigung farbige Zerstreuungskreise. Setzen wir ihn so (DE), dass der Brennpunkt a der violetten Strahlen in seine Ebene fällt, so treffen ihn die rothen und gelben Strahlen convergirend, und wir erhalten ein farbiges Zerstreuungsbild, in welchem Roth den äussersten Saum, Violett die Mitte bildet. Verlegen wir den Schirm nach FG, so dass der Brennpunkt c der rothen Strahlen in seine Ebene fällt, so erhalten wir, da ihn hier die violetten und gelben Strahlen nach ihrer Vereinigung divergirend treffen, wiederum ein farbiges Zerstreuungsbild, aber mit veränderter Farbenordnung, mit rothem Centrum und violettem Saum. Verlegen wir ihn endlich in den Brennpunkt der gelben Strahlen b (HJ), so treffen ihn die violetten Strahlen divergirend, die rothen noch convergirend, wir erhalten also wiederum ein Zerstreuungsbild, in welchem jedoch die einzelnen Farben nicht in der Weise, wie bei den vorher beschriebenen Lagen, gesondert erscheinen können, da, wie die Figur zeigt, an den beiderseitigen Gränzen des Zerstreuungskreises rothe und violette Strahlen sich schneiden. Dass der Zerstreuungskreis an dieser Stelle den geringsten Durchmesser hat, das Bild daher hier am hellsten erscheinen wird, folgt ebenfalls aus der Figur ohne Weiteres.

Aus der Physik ist bekannt, dass man die Fehler der Chromasie bei Linsensystemen bis zum Unmerklichen verkleinern kann, indem man statt einer homogenen biconvexen Linse eine Combination aus einer biconvexen mit einer concav-convexen Linse herstellt, von denen erstere aus dem schwächer zerstreuenden Crownglas, letztere aus dem mit stärkerem Zerstreuungsvermögen begabten Flintglas besteht. Es wäre denkbar, und ist wirklich behauptet worden, dass in dem dioptrischen Apparat unseres Auges durch seine Zusammensetzung aus verschiedenen brechenden Medien jener Fehler völlig beseitigt, vollkommene Achromasie erreicht wäre. Dies ist indessen nicht der Fall, wie die subtilen Untersuchungen von Frauenhofer und anderen Physikern zur Evidenz gezeigt haben. Durch einige einfache Versuche lässt sich die chromatische Abweichung des Auges leicht zur Wahrnehmung bringen. Dass die Vereinigungspunkte der rothen, blauen u. s. w. Farbenstrahlen auch im Hintergrund des Auges nicht zusammen-, sondern in derselben Ordnung, wie bei einer künstlichen Linse, hintereinanderfallen, lässt sich bei der Fixirung feiner Linien, z. B. einer Mikrometertheilung, beweisen. Die genaue Wahrnehmung der Linien fordert eine andere Accommodation, wenn sie von rothem Licht beleuchtet sind, eine andere, wenn sie bei gleicher Helligkeit von violettem Lichte beleuchtet sind, oder bei unverändertem Accommodationszustand des Auges eine verschiedene Annäherung an dasselbe. Es gelingt aber auch leicht, die farbigen Zerstreuungskreise wahrzunehmen, welche bei der Betrachtung weisser Objecte entstehen, besonders wenn das Auge für sie nicht accommodirt ist, oder dieselben jenseits des Fernpunktes oder diesseits des Nahepunktes liegen. Sehr deutlich erscheinen die Farbensäume um ein helles Object, wenn man während der Betrachtung desselben z. B. durch eine

vorgeschobene Messerklinge die halbe Pupille bedeckt, wie von Tourtual zuerst angegeben worden ist. Der Grund der deutlichen Erscheinung der Farbensäume unter dieser Bedingung ist leicht nachzuweisen. Stellt *BC* in obiger Figur die Brechungskörper des Auges dar, und befindet sich die Netzhaut in *HJ*, wie dies bei richtiger Accommodation für den Punkt *A* der Fall ist, so compensirt sich die Farbenzerstreuung des Strahles *Ad* theilweise durch die des Strahles *Ae*, indem, wie wir schon oben erwähnten, die Zerstreuungskreise der verschiedenen Farben beider Strahlen zum Theil sich decken. Bringen wir aber durch Verdeckung der halben Pupille z. B. den Strahl *Ad* mit seinen farbigen Zerstreuungsstrahlen in Wegfall, so wirken auf die Netzhaut nur die nebeneinander auftreffenden Farbenstrahlen von *Ae*. Bringen wir *Ae* in Wegfall, so wirken umgedreht nur die nicht durch Vermischung gestörten farbigen Zerstreuungskreise von *Ad*. Dass die Ordnung der Farben die umgekehrte sein muss, wenn wir die obere, als wenn wir die untere Hälfte der Pupille bedecken, leuchtet aus der Figur ohne weitere Erörterung ein.

Beim gewöhnlichen Sehen bringt die Chromasie des Auges keine Störung hervor; dieselbe ist so gering, dass sie bei richtiger Accommodation des Auges für den betrachteten Gegenstand gar nicht bemerkbar wird, und selbst bei falscher Accommodation, wenn sich also die Netzhaut z. B. in *DE* oder *FG* befindet, eine scharfe aufmerksame Prüfung der Gesichtsempfindung zur Wahrnehmung der farbigen Säume erforderlich ist.

§. 237.

Function und Mechanismus der Iris.[1] Die Regenbogenhaut mit ihrem doppelten antagonistischen Muskelsystem, dessen nächste Wirkung die Erweiterung und Verengerung der Pupille ist, bildet einen Correctionsapparat des Auges in mehrfachen wichtigen Beziehungen, welche wir theilweise schon kennen gelernt haben. Es ist soeben die Bedeutung der Iris als Diaphragma zur Correction der sphärischen Aberration erörtert worden. Früher schon haben wir in ihr, wenigstens mit grösster Wahrscheinlichkeit, den hauptsächlichen Accommodationsapparat, den Mechanismus, welcher die Formveränderung der Linse beim Sehen in die Nähe mittelbar hervorbringt, mithin die Abweichungen des Focus hinter die Netzhautebene corrigirt, kennen gelernt. Eine wichtige dritte Aufgabe, die Regulirung der Lichtstärke der Netzhautbilder, werden wir jetzt noch in Betrachtung ziehen. Die Pupille zieht sich zusammen, wenn intensive Lichteindrücke die Netzhaut erregen, sie erweitert sich, wenn die Lichtstärke der Bilder eine geringe ist; die Veränderung des Pupillendurchmessers ist dem Wechsel der Intensität der Beleuchtung der betrachteten Objecte proportional. Betrachten wir ein helles Object, so lässt die sich verengende Pupille nur einen schmalen Strahlenkegel, welcher die Netzhaut vermöge seiner Intensität genügend zu erregen im Stande ist, durch die Linse treten;

beim Sehen im Dunkeln wird durch die sich erweiternde Pupille der eintretende Strahlenkegel möglichst vergrössert, um durch die Menge der zur Netzhaut gelangenden Strahlen ihre geringe Helligkeit zu compensiren. Die Verengerung der Pupille bei gleichstarker Helligkeit des betrachteten Objectes ist um so geringer, auf je weiter seitlich gelegene Parthien der Netzhaut sein Bild fällt, am beträchtlichsten, wenn es in den Endpunkt der Sehachse selbst fällt.[2] Dass sich die Pupille bei Betrachtung naher Objecte verengt, bei Betrachtung entfernter erweitert, ist bereits pag. 763 auseinandergesetzt; wir haben aber auch dort bereits gesehen, dass nach E. H. Weber's Ermittlungen diese Veränderung des Pupillendurchmessers von der Accommodationsveränderung unabhängig ist, dass die Verkürzung des Kreismuskels der Iris, welche die Verengerung der Pupille bewirkt, eine mit der Contraction des *musculus rectus internus* (welcher bei Betrachtung naher Objecte das Auge, um die Achsen beider auf dem Object zur Kreuzung zu bringen, nach innen dreht) associirte Bewegung ist. Die Verengerung der Pupille bei Betrachtung naher, die Erweiterung bei Betrachtung ferner Objecte bringt ebenso eine für das Sehen wichtige Regulirung der Intensität des Lichteindruckes auf die Retina hervor, da ja von einem leuchtenden Punkt, wenn er dem Auge entfernt ist, nothwendig eine geringere Anzahl der divergirend von ihm ausgehenden Strahlen das Auge trifft, als wenn derselbe dem Auge nahe ist. Ferner ist constatirt, dass im Schlafe die Pupille sich beträchtlich verengt, durch eine anhaltende Contraction des Kreismuskels bei erschlafftem Radialmuskel, während des Winterschlafes dagegen sich erweitert. Endlich ist hervorzuheben, dass nach neuesten Untersuchungen die Blutströmung einen merkwürdigen constanten Einfluss auf die Bewegungen der Iris ausübt. Die interessanten Beobachtungen von A. Bernard und Brown-Sequard über die Bewegungserscheinungen, welche am Kopfe durch Aenderungen der Blutströmung hervorgebracht werden, veranlassten Kussmaul[3] zu einer Reihe schöner Versuche, deren Resultate kurz folgende sind. Abschneidung der Zufuhr arteriellen Blutes zum Kopfe durch Compression der Carotiden oder des *truncus anonymus* bewirkt constant im ersten Moment rasche Verengerung der Pupille (sowie auch der Lidspalte, der Nasenlöcher u. s. w.), einige Zeit darauf jedoch Erweiterung. Die Wiederherstellung und Vermehrung des arteriellen Zuflusses bewirkt constant beträchtliche Erweiterung der Pupille. Druck auf die Jujularvenen, also Stauung des venösen Blutes im Kopfe, bewirkt zuweilen Verengerung, der Wiederabfluss Erweiterung der Pupille. Ueber die Art und Weise, auf welche die Circulationsverhältnisse (wahrscheinlich durch die Druckverhältnisse) des arteriellen und venösen Blutes die Thätigkeit der Irismuskeln hervorrufen, wissen wir vorläufig noch nichts Bestimmtes.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass der Mechanismus der Iris durch sehr verschiedene Umstände in Thätigkeit versetzt wird, sei es, dass, wie z. B. bei der Accommodationsanstrengung derselben, beide Muskeln gleichzeitig in Thätigkeit gerathen, sei es, dass nur der eine oder der andere der beiden Antagonisten zur Contraction veranlasst

wird. Nicht selten wirken gleichzeitig verschiedene Momente, die, wenn sie gleichen Effect haben, sich summiren, wenn sie entgegengesetzt wirken, entweder sich das Gleichgewicht halten, oder je nach ihrer relativen Mächtigkeit eines das andere überwältigen, so dass bei gleichzeitiger Erregung beider Muskeln der eine das Uebergewicht erhält und in seinem Sinne den Pupillendurchmesser verändert. Die Contractionen beider werden theils durch den Willen hervorgerufen, insofern die Accommodation willkührlich geändert werden kann, insofern zweitens die Contraction des Kreismuskels die willkührliche Verkürzung des inneren geraden Augenmuskels begleitet, theils kommen sie ohne Zuthun des Willens, meist auf reflectorischem Wege zu Stande. Aus der Mannigfaltigkeit und Verschiedenheit der Ursachen ihrer Thätigkeitserregung erklärt sich auch die Complicirtheit des Nervenapparates, welchem die Irismuskeln gehorchen. Die Kenntniss dieses Apparates, der Nervenfasern, durch welchen die Iris die Anregung zur Verkürzung ihres Kreis- oder Radialmuskels erhält, stammt grösstentheils schon aus älterer Zeit, eine genauere Kenntniss aber und insbesondere die Erforschung der Theile der Nervencentra, von welchen diese verschiedenen Nervenbahnen auslaufen, und der Erregungsvorgang in ihnen hervorgerufen wird, verdanken wir erst der neuesten Zeit, den sorgfältigen Experimentalforschungen von Budge, Waller, Schiff, Bernard, R. Wagner u. A.[4] Obgleich wir später bei der Physiologie des Gehirns und Rückenmarks und ihrer Nerven, und insbesondere des Sympathicus, auf die Bewegungsnerven der Iris mehrfach zurückkommen werden, scheint es uns doch passend, hier eine übersichtliche Zusammenstellung der betreffenden Thatsachen zu geben.

Die Muskeln der Iris erhalten ihre Bewegungsnervenfasern unmittelbar bekanntlich alle aus dem *ganglion ciliare*, mittelbar aber aus verschiedenen Quellen, indem die Fasern, welche der Radialmuskel erhält, aus dem *nervus sympathicus*, die Fasern, welche der Sphincter der Pupille erhält, dagegen aus dem *nervus oculomotorius* (und nach Budge vielleicht theilweise aus dem *nervus trigeminus*) stammen. Die Beweise hierfür sind folgende. Reizt man den in der Schädelhöhle freigelegten *nervus oculomotorius*, so tritt constant beträchtliche Verengerung der Pupille ein; nach dem Aufhören der Reizung erweitert sich dieselbe wieder; bei Vögeln, deren Iris quergestreifte animalische Muskeln besitzt, tritt die Verengerung momentan ein, und geht mit dem Aufhören des Reizes augenblicklich in Erweiterung über (Treviranus, Krohn, Ed. Weber).[5] Nach Budge und Waller soll nach Durchschneidung des Oculomotorius auch Reizung des Trigeminus noch Pupillenverengerung hervorbringen, ein Resultat, welches den Ergebnissen der von Mayo[6] an Tauben angestellten sorgfältigen Versuche widerspricht, obwohl Mayo direct nur die Reflexverengerung der Pupille durch den Trigeminus widerlegt. Die Contraction des Kreismuskels der Iris bei Betrachtung sehr heller Objecte wird auf reflectorischem Wege hervorgerufen, indem die vom Lichteindruck bewirkte Erregung des *nervus opticus* im Gehirn auf die Irisfasern des Oculomotorius übertragen wird.

Das Centralorgan, in welchem diese Uebertragung (jedenfalls durch Vermittlung von Ganglienzellen) vor sich geht, liegt in dem vorderen Paar der Vierhügel. Dass die Pupillenverengerung nicht Folge der directen Reizung der Iris selbst durch auffallendes intensives Licht ist, hat zuerst LAMBERT, später FONTANA und E. H. WEBER durch sorgfältige Versuche erwiesen.[7] Lässt man das von einer Linse gebildete Bild einer Flamme direct auf die Iris fallen, so bleibt der Pupillendurchmesser unverändert, er verkleinert sich aber sogleich, sowie nur ein Theil des Bildes durch die Pupille auf die Netzhaut fällt. Bei Amaurotischen, deren Retina die Erregbarkeit verloren hat, bleibt daher die Pupillenverengerung bei einfallendem intensiven Licht aus, obwohl die Iris noch ihre vollkommene Beweglichkeit besitzt.[8] Dass die Bahn der reflectorischen Erregung durch den Oculomotorius geht, hat zuerst MAYO erwiesen. Durchschnitt er den *nervus opticus*, so trat die Verengerung nur bei Reizung des centralen Endes ein, sie blieb aus, wenn der Oculomotorius vorher durchschnitten war. FLOURENS[9] sah die Verengerung auf Reizung der Vierhügel bei Vögeln eintreten. Von besonderer Wichtigkeit ist, dass die Bewegungsnerven der Pupillenschliesser beider Augen ein gemeinschaftliches Centrum haben. Die Verengerung der Pupille tritt immer gleichzeitig und in gleichem Grade ein, auch wenn nur ein Auge einen heftigen Lichteindruck erhält, wenn wir z. B. das eine Auge gegen den hellen Himmel richten, das andere durch ein vorgehaltenes Rohr auf einen dunklen Gegenstand blicken lassen. Oeffnen wir, wenn beide Augen geschlossen sind, nur das eine, so verengt sich doch auf beiden in gleicher Weise die Pupille, umgedreht erweitert sie sich auf beiden gleichmässig, wenn wir nur eines von beiden verschliessen. FLOURENS endlich fand, dass die directe Reizung einer seitlichen Hälfte jenes Centralorgans (der Vierhügel) Verengerung der Pupillen auf beiden Augen zur Folge hat. Der von einem *nervus opticus* zum Gehirn geleitete Eindruck wird also in den Vierhügeln auf die Irisfasern beider *nervi oculomotorii* übertragen. Die Erweiterung der Pupille, die Contraction des Radialmuskels der Iris steht unter dem Einfluss des *nervus sympathicus*, dessen Fäden bekanntlich aus dem *plexus caroticus* mit der *radix brevis* zum *ganglion ciliare* treten. Reizt man den Stamm des Sympathicus am Halse, so tritt Erweiterung der Pupille bis zum Maximum ein, denselben Erfolg hat die Reizung des *ganglion cervicale supremum;* durchschneidet man den Halsstamm des sympathischen Nerven, so tritt Lähmung des Radialmuskels der Iris, und in Folge der nicht mehr beeinträchtigten Wirksamkeit des Schliessmuskels Verengerung der Pupille ein. Reizt man den Sympathicus unterhalb des untersten Halsganglion, so tritt keine Veränderung der Pupille ein, woraus zunächst folgt, dass die betreffenden Nervenfasern erst in oder oberhalb dieses Ganglions entspringen oder zum Sympathicus hinzutreten. BUDGE ist es gelungen, den höchst interessanten Nachweis zu liefern, dass diese Nervenfasern im Rückenmark entspringen, und zwar in dem zwischen dem 5. Halswirbel und 6. Brustwirbel (bei Kaninchen) gelegenen Abschnitt desselben. Reizung des Rückenmarkes an dieser Stelle, und

zwar besonders in der Höhe des dritten Brustwirbels, bewirkt Erweiterung der Pupille, sobald der Sympathicus am Halse unverletzt ist; ist er durchschnitten, so wirkt die Rückenmarksreizung nicht mehr auf die Pupille. Die Fasern, welche vom Rückenmark aus die Erregung zum Radialmuskel der Iris leiten, treten aus dem Rückenmark in die Bahn des Sympathicus, und zwar, wie es nach Budge's Versuchen an Kaninchen und Fröschen scheint, durch die vordere Wurzel des zweiten und dritten Rückenmarksnerven; von den hinteren Wurzeln aus kann nur auf reflectorischem Wege die Pupillenerweiterung bewirkt werden. Schneidet man an der genannten Stelle eine seitliche Hälfte des Rückenmarkes aus, so verengt sich die Pupille, weil der Radialmuskel in Folge der Trennung seiner Bewegungsnerven von ihrem Centralorgan gelähmt wird. Nach Budge's neuesten Beobachtungen ist indessen der bezeichnete Rückenmarksabschnitt nicht die einzige Quelle der im Sympathicus verlaufenden Irisfasern. Nach Durchschneidung und hierdurch bedingter Entartung des Halsstammes des Sympathicus bewirkt noch die Reizung des *ganglion cervicale supremum* die Contraction des Radialmuskels, ein Beweis, dass in diesem Ganglion ein Theil der Irisnerven entweder entspringt, oder durch die Verbindungsfäden desselben von andersher hinzutritt. Budge hat das Letztere wahrscheinlich gemacht, und zwar sind es hier nicht die Communicationsäste mit den Rückenmarksnerven, sondern ein Verbindungsast mit dem *nervus hypoglossus*, welcher die betreffenden Fasern dem Sympathicus zuführt. Durchschneidung dieses Aestchens hebt die übrig gebliebene Wirksamkeit des obersten Ganglions auf die Pupille auf, galvanische Reizung desselben oder auch des Hypoglossus an seinem Ursprung bewirkt Erweiterung der Pupille, so dass demnach ein zweites Centralorgan für die Bewegungen des Radialmuskels der Iris in der *medulla oblongata* zu existiren scheint.

Einer interessanten und praktisch wichtigen Erregungsweise anhaltender Contractionen des Radialmuskels der Iris haben wir noch zu gedenken. Der Saft der Belladonna und einiger anderer narkotischen Pflanzen (Hyoscyamus, Strammonium) bringt, in's Blut gebracht, eine dauernde Erweiterung der Pupille bis zum Maximum auf beiden Augen, auf die Conjunctiva eines Auges gebracht, eine Erweiterung der Pupille nur dieses Auges hervor. Die Schnelligkeit des Eintrittes, die Grösse und Dauer der Erweiterung hängt von der Menge des angewendeten Extractes ab. Bei Einträuflung concentrirter Lösungen in das Auge beginnt die Erweiterung oft schon nach wenigen Minuten, erreicht nach wenigen Stunden ihr Maximum, und hält Tage lang an. So lange die Erweiterung noch nicht ihr Maximum erreicht hat, ist die Pupille noch einigermaassen beweglich, wird aber, wenn die Iris auf einen schmalen Rand reducirt ist, vollkommen unbeweglich. Diese eigenthümliche Wirkungsweise der Belladonna ist seit langer Zeit der Gegenstand vielfacher Versuche gewesen, und hat mannigfache Erklärungen, jedoch noch keine einzige völlig genügende erfahren.[10] Es ist wohl als ausgemacht zu betrachten, dass die Pupillenerweiterung durch erregende Einwirkung des narkotischen Stoffes auf die Nerven des Radialmuskels

hervorgebracht wird, und zwar nur wo dieser Muskel aus organischen Fasern besteht, da nach KIESER's und E. H. WEBER's Beobachtungen Belladonna auf die Pupille der Vögel, deren Iris animalische Fasern hat, nicht den geringsten Einfluss ausübt. Allein damit ist noch nicht Alles erklärt. Es lässt sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob die Belladonna auf die Enden des Nerven in dem Radialmuskel örtlich erregend wirke, oder ob sie die Centralorgane dieser Nerven afficire, wie z. B. Strychnin vom Rückenmark aus die Erregung der Nerven aller animalischen Muskeln bewirkt. Gegen Letzteres pflegt man die Beschränkung der Wirkung auf ein Auge bei einseitiger Application anzuführen. Gänzlich räthselhaft ist die Art und Weise, in welcher Belladonna überhaupt auf einen Nerven erregenden Einfluss ausüben kann; wir müssen von der Zukunft Aufklärung hierüber, wie über die analoge Wirksamkeit des Strychnins erwarten.

[1] Die Lehre von den Bewegungen der Iris ist meisterhaft bearbeitet von E. H. WEBER: *Summa doctrinae de motu iridis; annot. anatom. et physiol. Progr. coll.* Fasc. III. pag. 79. In diesem Aufsatz findet sich zugleich die beste kritische Zusammenstellung der älteren Arbeiten über das fragliche Thema. WEBER hat die oben aufgeführten Bedingungen der Pupillenverengerung und Erweiterung in sechs Regeln zusammengefasst. — [2] Dass die Pupillenverengerung auf helle Lichteindrücke seitlicher Retinaparthien geringer ausfällt, als wenn dieselben auf die centrale Parthie fallen, ist aus der unten näher zu erörternden verschiedenen Empfindlichkeit der Retina in verschiedenen Entfernungen vom Ende der Sehachse leicht erklärlich. Wir werden beweisen, dass nur eine beschränkte Stelle der Retina in der unmittelbaren Umgebung des Endes der Sehachse zu deutlichen scharfen Gesichtswahrnehmungen befähigt ist, dass die Objecte um so undeutlicher erscheinen, je näher der *ora serrata*, je entfernter von der Achse ihr Bild die Retina trifft. Wir werden ferner beweisen, dass diese beträchtliche Differenz der Schärfe der Wahrnehmung in der verschiedenen Anzahl der auf gegebenem Raume enthaltenen erregbaren Nervenenden, welche am grössten am gelben Fleck ist, nach dem Rande zu aber allmälig abnimmt, beruht. Da nun die Pupillenverengerung durch die erregten Sehnervenfasern auf reflectorischem Wege vermittelt wird, so ist es kein Wunder, wenn die Erregung einer geringeren Anzahl Sehnervenfasern bei seitlicher Lage des Bildes eine schwächere Erregung der Irisnerven bedingt, als die Erregung einer grösseren Anzahl Opticusfasern bei centraler Lage desselben Bildes (vergl. E. H. WEBER a. a. O. pag. 87.) — [3] A. KUSSMAUL, *Untersuchungen über den Einfluss, welchen die Blutströmung auf die Bewegungen der Iris etc. ausübt, Inauguraldiss.* Würzburg 1855. — [4] Die Untersuchungen von BUDGE und WALLER sind zerstreut an sehr verschiedenen Orten veröffentlicht worden; vergl. BUDGE, *über d. Einfluss d. Nervensyst. auf die Beweg. d. Iris. Arch. f. phys. Hlk.* Bd. XI. pag. 773; *Ueber Pupillennerven*, FRORIEP's *Tagesber.* 1852, No. 445; BUDGE und WALLER in *Compt. rend.* Tom. XXXIV. u. XXXV. a. versch. O.; BUDGE, *experim. Beweis, dass der nervus sympathicus aus dem Rückenmark entspringt, Preuss. Ver. Ztg.* 1852, No. 34; *über das Verhältniss d. oberen Halsganglien zur Iris*, ebendas. 1853, No. 30; R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* pag. 151; KOELLIKER u. H. MUELLER, *Ber. über einige an der Leiche eines Enthaupt. angest. Beob. Würzb. Verh.* 1854, Bd. V. pag. 14. — [5] ED. WEBER, Art. *Muskelbewegung* in R. WAGNER's *Hdwrtrb. d. Phys.* Bd. III. 2, pag. 31. — [6] MAYO, *sur les nerfs cérébraux*, MAGENDIE's *Journ. de physiol.* 1823, Tom. III. pag. 348. — [7] Vergl. E. H. WEBER a. a. O. pag. 108 und *Tractatus de motu iridis, Lipsiae* 1821, pag. 4. (*Progr. coll.* Fasc. III). — [8] BUDGE glaubt bei Fröschen einen directen Einfluss des Lichtes auf die Iris wahrgenommen zu haben. Er durchschnitt die beiden Sehnerven und den Sympathicus neben dem Ganglion des Vagus; durch Wechsel von hellem Licht und Dunkelheit soll auch dann noch Verengerung und Erweiterung der Pupille hervorgebracht worden sein, sogar noch an ausgeschnittenen Augen. Diese merkwürdige Beobachtung bedarf noch weiterer Aufklärung. — [9] FLOURENS, *recherch. expérim. sur les propriét. et les fonct. du syst. nerv.*, Paris 1842, pag. 144. Vergl. LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensystems*, deutsch von HEIN, Leipzig 1847, Bd. I. pag. 386. — [10] Vergl. E. H. WEBER a. a. O. pag. 97.

DIE GESICHTSEMPFINDUNGEN.

§. 238.

Lichtwelle und Sehnerv. Nachdem wir in dem Abschnitt der physiologischen Optik die Lichtstrahlen auf ihrem Wege durch die brechenden Medien des Auges bis zur Netzhaut begleitet, die Entstehung der Bilder auf dieser Haut mit ihren corrigirten oder nicht corrigirten Fehlern physikalisch nachgewiesen haben, kommen wir zu unserer eigentlichen Aufgabe, der Physiologie des Sehnerven, der Erörterung der Thätigkeitsäusserungen, welche die Lichtwellen an sich und die zu Bildern geordneten Lichtstrahlen bei ihrer Einwirkung auf diesen Nerven hervorrufen. Die erste Frage, welche sich uns entgegenstellt, ist nothwendig: auf welche Weise bringt eine bis zur Netzhaut fortgepflanzte Lichtwelle den Erregungszustand einer Sehnervenfaser hervor, welcher, zum Gehirn fortgeleitet, die Lichtempfindung erzeugt? Es löst sich diese allgemeine Frage bei näherer Betrachtung in eine Anzahl zusammenhängender Einzelfragen auf, die wir jetzt jede für sich erörtern und, soweit es geht, beantworten wollen. Die wunderbare Complication des Baues der Netzhaut, die Anzahl verschieden geformter Gewebselemente, welche schichtenweise in ihr hintereinander geordnet sind, muss ohne Weiteres zu der Ueberzeugung führen, dass diese verschiedenen Elemente auch functionell verschiedene Gebilde sind, deren Verrichtungen ebenso harmonisch zu einem gemeinsamen Effect ineinandergreifen, als die Verrichtungen der einzelnen Theile einer Dampfmaschine. Der gemeinsame Endeffect, welcher aus ihren Einzelverrichtungen resultirt, liegt klar zu Tage, es kann kein anderer sein, als die Umsetzung einer Lichtwelle in einen Nervenreiz, und dieses in einen Nervenerregungsprocess. Die Lichtwelle an sich erregt die Nervenfaser nicht, auch nicht die Sehnervenfaser, und wenn wir sie dem concentrirten Sonnenlicht aussetzen; es muss daher aus ihr und durch sie ein anderes Agens geschaffen werden, welches die Sehnervenfaser, und wahrscheinlich jede beliebige Nervenfaser, wenn sie seiner Einwirkung ausgesetzt würde, zu erregen vermag. So unläugbar die Nothwendigkeit dieser Umsetzung der Lichtwelle ist, so selbstverständlich die Retina der Ort und der Mechanismus ist, welcher mit dieser Metamorphose beauftragt ist, so schwierig und bis jetzt leider nur theilweise auf hypothetischem Wege beantwortbar sind die Fragen: In welches Agens, in welchen Reiz wird die Undulation des Lichtäthers umgesetzt? In welcher Schicht, durch welche Elemente der Netzhaut, und auf welche Weise geschieht die Umsetzung und die Einwirkung des neugeschaffenen Reizes auf die Opticusfaser? Wie gestaltet sich hiernach die Functionslehre der Netzhaut im Ganzen und ihrer einzelnen Apparate? Es stehen der Wege mehrere offen, auf welchen man zur

Lösung dieser Probleme vorzudringen versuchen kann; gangbar sind leider nur wenige. Es leuchtet ein, dass wir einem und demselben Hinderniss auf allen begegnen müssen, d. i. der Unkenntniss des Vorganges in der erregten Nervenfaser selbst; so lange wir dieses nicht beseitigt, das Wesen des Erregungszustandes nicht ergründet haben, wird uns auch in der zu eruirenden Processkette in dem Mechanismus der Retina nicht allein das Endglied fehlen, sondern auch ein volles Verständniss der übrigen Glieder kaum möglich sein. Es wäre indessen immerhin viel gewonnen, wenn wir z. B. erweisen könnten, dass die Lichtwelle in irgend einem Theil des Apparatensystems einen chemischen oder elektrischen oder thermischen Reiz auslöste, in deren Wirkungsweise auf die Nervenfaser wir neuerdings wenigstens einige Lichtblicke gewonnen haben. Gehen wir den umgekehrten Weg, suchen wir von dem Anfangsglied aus in das Problem einzudringen, indem wir nach den Schicksalen und den nothwendigen physikalischen Wirkungen der Lichtwelle auf die Substauz und die einzelnen Constituenten der Retina forschen, so verlieren wir auch hier sehr bald den Boden unter den Füssen, indem wir auf empfindliche Lücken in der Kenntniss der chemischen und physikalischen Constitution der einzelnen Retinaelemente stossen. Hat uns auch Bruecke mit scharfsinniger Analyse die Gesetze der Spiegelung des Lichtes in den Stäbchen der Jacob'schen Haut demonstrirt, so zeigt uns doch gerade die hierauf einst begründete, offenbar irrige Theorie der Function dieser Gebilde, dass wir selbst solche exacte Kenntnisse noch nicht sicher zu Gunsten des in Rede stehenden Problems verwerthen können; es kann, wie wir gleich sehen werden, nicht die wesentliche Bestimmung der Stäbchen sein, das empfangene Licht concentrirt auf die Opticusfasern zurückzuspiegeln.

Eine der oben aufgeführten Fragen ist es, aber leider immer nur eine mehr untergeordnete, zu deren Lösung die vollständigsten Unterlagen geboten waren, auf welche meines Erachtens jetzt schon eine hinreichend sichere, wohlbegründete Antwort gefunden ist. Es ist die Frage: Welche Elemente der Netzhaut sind es, welche zur Aufnahme des Lichteindruckes bestimmt sind, in welchen die an und für sich den Nerven nicht erregende Lichtwelle in einen Nervenreiz umgewandelt wird? Die Antwort darauf lautet: Die Stäbchen und Zapfen der hintersten Retinaschicht sind die Aufnahmeorgane der Lichtwellen, die Endapparate der Sehnervenfasern, welche die Erregung der letzteren durch Licht vermitteln, indem sie aus den in ihre Substanz eingedrungenen Aetherschwingungen irgend einen erregenden Vorgang schaffen und diesen den mit ihnen in anatomischem Zusammenhang stehenden Opticusfasern zuleiten. Wenn wir im Folgenden diese noch immer vielfachen Anfeindungen ausgesetzte Hypothese zu beweisen versuchen, so müssen wir freilich manche Thatsache und Lehre anticipiren, welche erst in späteren Paragraphen eine ausführlichere Erläuterung erhalten werden, deren Beweiskraft wir indessen hier schon vollkommen verständlich machen zu können hoffen.

Es kommt zunächst darauf an, zu beweisen, dass es nicht die in der innersten Schicht der Retina, deren Fläche parallel verlaufenden Sehnervenfasern sind, auf welche das Licht direct und als solches erregend wirkt, wie man früher annahm und zum Theil noch jetzt trotz der gewichtigsten, evidentesten Gegengründe annimmt, zu beweisen, dass die Lichtstrahlen vollkommen wirkungslos diese Fasern, auf welche sie zunächst stossen, passiren, um erst hinter ihnen in den tieferen Retinaschichten ihre unmittelbaren Angriffspunkte und die mittelbaren Erregungswerkzeuge der Nervenfasern zu treffen, dass die wichtigsten wirklichen Leistungen unseres Auges geradezu unmöglich wären, wenn die Opticusfasern, wie sie in der innersten Retinaschicht verlaufen, durch Licht erregbar wären. Dieser Beweis ist leicht zu führen. Vor allen Dingen wissen wir, dass die Lichtwelle keine andere Nervenfaser, weder eine motorische noch eine sensible, bei unmittelbarer Einwirkung zu erregen vermag, es wäre darum ein Wunder, wenn sie die Sehnervenfaser, an der wir doch nicht den geringsten wesentlichen Unterschied von anderen Nervenfasern vorauszusetzen den entferntesten Grund haben, bei directer Einwirkung erregte. Wir wissen aber auch, dass der Sehnervenstamm vollkommen unempfindlich gegen Licht ist, mögen wir es auf die Oberfläche seiner unverletzten lebenden Fasern, oder auf ihren Querschnitt einwirken lassen, während doch Druck, Elektricität u. s. w. dieselben Fasern, wie jede andere mächtig erregt. Wollten wir trotzdem annehmen, dass das Licht die Faser im Stamme zwar nicht, wohl aber in ihrem Verlaufe in der Retina selbst zu erregen vermöge, so müssten wir die völlig grundlose unerweisliche Voraussetzung machen, dass dieselbe Sehnervenfaser in der Retina eine andere, als im Opticusstamm sei, nach ihrem Eintritt in die Retina wesentlich andere physikalische oder chemische Eigenschaften, die sie zur Reaction auf Aetherschwingungen befähigten, annehme. Die Verdünnung der Scheide und die Abnahme der sogenannten Markscheide, welche am peripherischen und centralen Ende aller Nervenfasern sich zeigt, als diese wesentliche Veränderung aufzufassen, haben wir nicht den geringsten Anhaltepunkt. Dass die Lichtwelle dieselbe bleibt, mag sie durch die Luft fortgepflanzt werden oder nach Durchlaufung der brechenden Medien des Auges die Sehnervenfaser erreichen, wird wohl Niemand bezweifeln; wir können es also auch der Lichtwelle nicht zuschreiben, dass sie in der Retina anders als am Stamm auf die Nervenfaser wirkte. Drittens aber können wir sogar direct beweisen, dass auch die bereits in die Retina eingetretene Opticusfaser durch Licht nicht erregbar ist; denn ein einfacher unten zu beschreibender Versuch lehrt uns, dass die Eintrittsstelle des Sehnerven, der ganze Bezirk der Retina, innerhalb welches die aus dem Stamm kommenden Fasern rechtwinklig nach allen Seiten in die Fläche der Netzhaut umbiegen, blind ist, dass keine Lichtempfindung eintritt, wenn auch das concentrirteste Licht auf diese Stelle fällt. Endlich ist einer der schlagendsten Gründe gegen die directe Erregbarkeit der Retinafasern folgender. Entstände die Lichtempfindung durch das Auftreffen der Lichtwellen auf diese Fasern an irgend einer Stelle der Netz-

haut, so müsste nothwendig eine Stelle, an welcher diese Fasern fehlten, unempfindlich, blind sein; eine solche Stelle existirt aber, wie wir oben gesehen haben, am gelben Fleck. Da nun dieser nicht allein nicht blind, sondern im Gegentheil der bevorzugte Ort der schärfsten Gesichtswahrnehmungen ist, können hier und daher überhaupt die Opticusfasern nicht die Aufnahmeorgane der Lichtwellen sein, nicht direct von ihnen erregt werden. Es wäre unseres Erachtens genug mit diesen Gründen, von denen jeder einzelne schlagend genug ist, den gesuchten Beweis zu liefern; allein es giebt deren noch mehr, und nicht minder vollwichtige.

Die Thatsache, dass unser Auge wie unser Tastorgan zu räumlichen Wahrnehmungen befähigt ist, dass zwei von verschiedenen Lichteindrücken getroffene Netzhautpunkte, mögen sie nebeneinander, oder entfernt von einander liegen, zwei gesonderte Empfindungen bedingen, dass wir die relative Lage und Entfernung einer Anzahl gleichzeitig getroffener Netzhautpunkte zu erkennen vermögen, und hieraus, wie aus den entsprechenden Tastwahrnehmungen, Vorstellungen von Form und Grösse der Gesichtsobjecte, auf welche wir die Empfindungen beziehen, uns bilden: diese Thatsache zwingt uns zu der Annahme, dass in der Netzhaut, wie in der äusseren Haut, eine Mosaik discreter, isolirter, regelmässig nebeneinander geordneter sensibler Punkte als Aufnahmeorgan des äusseren Reizes existire. Wir stellen hier vorläufig als Axiom hin, was wir beim Tastsinn für die Haut schon bewiesen haben, und unten für die Netzhaut streng beweisen werden. Mit diesem physiologischen Postulat ist die Annahme der directen Erregung der Opticusfasern während ihres Verlaufes in der Retinafläche vollkommen unvereinbar, räumliche Wahrnehmung durch den Gesichtssinn ist undenkbar, wenn die Lichtwelle die Nervenfaser selbst, wo sie dieselbe trifft, erregt. Wir müssen nothwendig *a priori* die erregbaren Stellen der Fasern ausschliesslich an freien regelmässig geordneten Enden derselben suchen, die Faser im Verlauf als nicht erregbar durch Licht betrachten, woraus ohne Weiteres folgt, dass wir die Enden nicht als nackt, sondern als bewaffnet mit besonderen Aufnahmeapparaten, die sie durch Licht erregbar machen, voraussetzen müssen. Diese Nothwendigkeit leuchtet aus folgenden Betrachtungen ein. Die Nervenfasern verlaufen nicht regelmässig nebeneinander, in radialer Richtung vom Eintritt des Stammes aus, sondern (s. pag. 706) zu Bündeln neben- und hintereinander vereinigt, die Bündel in Form eines spitzmaschigen Netzes angeordnet. Trifft nun ein Lichtstrahl oder der Vereinigungspunkt eines Strahlenbüschels auf eine beliebige Stelle der Netzhaut, so wird er entweder in einen Maschenraum oder auf ein Faserbündel fallen; im ersten Falle könnte er, wenn die hier zu widerlegende Annahme richtig wäre, keine Erregung, also keine Empfindung bewirken; im letzteren Falle dagegen würde er alle Fasern, die er trifft, erregen und dadurch eine Lichtempfindung bedingen. Liegen an dieser Stelle z. B. drei Fasern hintereinander, so würde er bei der Durchsichtigkeit der Strahlen alle drei erregen, an einer anderen Stelle viel-

leicht gleichzeitig sechs oder auch nur eine; derselbe Lichtpunkt würde also gleichzeitig bald eine grössere, bald eine geringere Faserzahl in Thätigkeit versetzen, bald gar keine, wenn er in einen Maschenraum oder in den Bereich der *macula lutea* fiele. Wie wäre es hierbei möglich, dass dieser Lichtpunkt überall dieselbe Lichtempfindung, die immer zu derselben Vorstellung eines objectiven Lichtpunktes führt, hervorriefe? Es kann ja unmöglich die Lichtempfindung, die gleichzeitig von sechs Fasern erzeugt wird, der nur von einer erzeugten gleich sein, der Unterschied kann aber auch nicht etwa blos in der Intensität beruhen, sondern die Empfindungen müssen auch verschieden extensiv sein, wenn sie von einer verschiedenen Anzahl gesonderter Fasern erzeugt werden. Wer Letzteres läugnet, für den existirt keine mögliche Erklärung der räumlichen Wahrnehmung überhaupt, für welche ja die erste unabweisbare Bedingung ist, dass die von jeder einzelnen gesondert zum Gehirn laufenden Faser erzeugte Empfindung ein besonderes Merkmal erhält, aus welchem die Seele eine Ortsvorstellung bilden kann, und für die Empfindung jeder eine besondere Ortsvorstellung bildet. Weiter aber zu anderen Widersprüchen. Fällt ein Lichtstrahl erst auf eine Stelle *a*, dann auf eine Stelle *b* oder *c* der Netzhaut, so erzeugt er nacheinander drei Empfindungen, die bekanntlich zu drei verschiedenen Ortsvorstellungen führen, aus denen wir auf die Bewegung des äusseren Leuchtpunktes schliessen. Nun kann aber begreiflicher Weise sehr leicht der Fall eintreten, dass die Netzhautpunkte *a b* und *c* im Verlauf einer und derselben Opticusfaser, oder derselben hintereinander liegenden Fasern liegen, so dass also der Lichteindruck bei seiner Verschiebung von *a* nach *b* und *c* immer dieselbe Faser oder dieselben Fasern erregte; dass es aber unmöglich ist, dass eine und dieselbe Faser, nacheinander von verschiedenen Stellen ihres Verlaufes aus erregt, die Vorstellungen verschiedener Erregungsorte erzeugt, haben wir bei der Lehre vom Tastsinn genügend erwiesen. Endlich wissen wir, dass, wenn zwei punktförmige Lichteindrücke gleichzeitig auf zwei von einander entfernte Punkte *a* und *b* der Netzhaut fallen, zwei Empfindungen und die Vorstellung des Auseinanderliegens der äusseren Leuchtpunkte im Raume entstehen. Die Netzhautpunkte *a* und *b* können nun wiederum in dem Verlauf derselben Faser liegen, beide Eindrücke also dieselbe Faser treffen; eine und dieselbe Faser kann aber unmöglich gleichzeitig zwei Eindrücke gesondert leiten und dadurch zu gesonderten Empfindungen und gesonderten Ortsvorstellungen führen; folglich können überhaupt die Netzhautfasern in ihrem Verlauf durch das Licht nicht erregt werden, was zu beweisen war.

Ganz neuerdings ist den eben erläuterten Beweisgründen ein neuer directer durch die scharfsinnige Interpretation einer entoptischen Erscheinung von H. Mueller[1] hinzugefügt worden, welcher am evidentesten von allen zeigt, dass die durch das Licht erregbaren Netzhautelemente hinter der innersten Schicht der Retina, der Opticusfaserschicht, liegen müssen. Da die Erscheinung selbst erst unten genauer erläutert werden soll, können wir hier nur kurz den

Gang des Beweises mittheilen. Unter gewissen Bedingungen kann man die Netzhautgefässe im eigenen Auge wahrnehmen, im Sehfeld erscheint dunkel auf hellem Grunde die baumförmig verästelte Figur der vom *colliculus nervi optici* aus in die Ebene der Netzhaut ausstrahlenden Blutgefässe genau ebenso, wie dieselbe sich objectiv bei Betrachtung durch den Augenspiegel darstellt. Die ursprüngliche, später verlassene Deutung dieser Figur als Schattenfigur, welche von ihrem ersten genauen Beobachter Purkinje herrührt, ist von Mueller wieder in ihr volles Recht eingesetzt worden. Derselbe weist zur Evidenz nach, dass bei allen möglichen Arten der Hervorrufung der Figur der von den Gefässen der Retina auf die hinter ihr gelegenen lichtpercipirenden Netzhautelemente geworfene Schatten es ist, welcher zur Wahrnehmung kommt, indem wir uns der beschatteten, also nicht erregten Netzhautparthien, welche die Aderfigur bildend zwischen den erleuchteten, also erregten Parthien liegen, bewusst werden; er weist nach, wie mit dieser Deutung, und zwar nur mit dieser, alle Eigenschaften und Erscheinungen der Figur, insbesondere die Art und Richtung ihrer scheinbaren Bewegung bei Bewegung der äusseren Lichtquelle, welche sie hervorruft, in Einklang zu bringen sind, wie wir unten erörtern werden. Da nun, wie die Untersuchung der Netzhaut lehrt, die Gefässe derselben zum Theil in der Nervenfaserschicht, zum grössten Theil aber, besonders die feineren Ramificationen, in der Nervenzellenschicht und selbst noch tiefer liegen, so ist damit auf das Strengste bewiesen, dass die vor ihnen liegenden Elemente der Retina, also die Opticusfasern und Ganglienzellen durch das äussere Licht direct nicht erregbar sein können, dass die Aufnahmeorgane der Lichteindrücke hinter den Gefässen in den äussersten Retinaschichten liegen müssen. Wären die Opticusfasern vor den Gefässen erregbar durch das Licht, so könnte begreiflicher Weise der Gefässschatten wohl entstehen, aber unter keiner Bedingung wahrgenommen werden; das ganze Sehfeld würde gleichmässig hell erscheinen in Folge der Erregung der ganzen Retinaoberfläche. Mueller hat aber weiter auf scharfsinnige Weise aus demselben Phänomen den Beweis geliefert, dass die Perceptionselemente in einiger Entfernung hinter den Gefässen liegen, und hat durch directe Bestimmung dieser Entfernung erwiesen, dass sie mit dem Abstand der äussersten Schicht, der Stäbchen- und Zapfenschicht, genau übereinstimmt, woraus also ohne Weiteres zu schliessen ist, dass die Gewebselemente dieser Schicht, die Zapfen und Stäbchen, die Perceptionsorgane des Lichtes sind. Diesen Beweis hat Mueller aus der Verschiebung der Schattenfigur bei Bewegung der äusseren Lichtquelle und aus der Grösse dieser Verschiebung geführt. Lägen die Gefässe auf der percipirenden Schicht unmittelbar auf, so könnte ihr Schatten keine merkliche Verschiebung bei Bewegung der Lichtquelle zeigen, die Verschiebung muss bei gleicher Verrückung der Lichtquelle um so beträchtlicher sein, je entfernter die Fläche, auf welcher der Schatten geworfen, von welcher er, worauf es hier ankommt, percipirt wird. Mueller maass die Verschiebung des Schattens eines

in der Nähe des gelben Fleckes gelegenen Aestchens und berechnete aus den Ergebnissen verschiedener Versuche für diese Gegend einen Abstand der auffangenden Fläche von den Gefässen: 0,17 Mm. — 0,33 Mm.; durch Messungen an Retinaquerschnitten fand er die Entfernung der Zapfen und Stäbchen am gelben Fleck von den Gefässen 0,2 — 03 Mm.; die Uebereinstimmung ist demnach in Betracht der Schwierigkeiten, Schwankungen und Fehlerquellen der Versuche überraschend gross und hinreichend beweiskräftig.

Wenn durch diese schönen Beobachtungen der gesuchte directe Beweis für die Bedeutung der Elemente der hintersten Retinaschicht als Aufnahmeapparate des Lichtes gewonnen ist, so stehen demselben noch eine Menge in die Augen fallender Unterstützungsgründe zur Seite, welche schon lange vor der Erforschung des Zusammenhanges der fraglichen Gebilde mit den Opticusfasern Manchen (Treviranus) zur Ueberzeugung von dieser ihrer Function geführt haben, Andere, wie Bruecke und Hannover, wenigstens eine gewisse vermittelnde Rolle ihnen zuzuschreiben bestimmt haben. Wir finden nämlich in der Jacob'schen Haut alle diejenigen Bedingungen erfüllt, deren Mangel wir oben gegen die Erregbarkeit der Opticusfasern selbst durch das Licht geltend gemacht haben. Es fehlen die Stäbchen und Zapfen an der blinden Stelle, d. i. an der Eintrittsstelle des Opticus, an der Stelle des deutlichsten Sehens dagegen, wo die Opticusfasern und Ganglienzellen fehlen, treffen wir diese Schicht, und zwar blos aus den Zapfen zusammengesetzt. Vor allem aber entspricht diese Schicht vermöge der Anordnung und Lage ihrer Elemente vollkommen dem Postulat, welches uns die räumliche Wahrnehmung des Gesichtssinnes zu stellen nöthigt, dem Postulat einer mosaikartigen Anordnung der einer isolirten Erregung fähigen sensibeln Punkte. Eine solche Mosaik bilden die überall senkrecht zur Retinafläche gestellten Stäbchen und Zapfen in einer der aprioristischen Voraussetzung so vollständig entsprechenden Weise, dass hieraus allein ihre Bedeutung als Perceptionsorgane augenscheinlich wird, dass wir mit dieser Annahme ohne Schwierigkeit die Wahrnehmung von Form und Grösse der Bilder, von Lage und Entfernung nacheinander oder gleichzeitig die Netzhaut an verschiedenen Punkten treffender Lichteindrücke erklären können, was mit Hülfe direct erregbarer Opticusfasern rein unmöglich ist. Es lässt sich ferner die von der *macula lutea* aus nach der *ora serrata* zu abnehmende relative Anzahl der zwischen die Stäbchen eingeschobenen Zapfen mit der Abnahme der Deutlichkeit der Bilder bei ihrer Verschiebung über die Retina in dieser Richtung in Einklang bringen; es scheinen die Zapfen vorzugsweise als die Endapparate der Opticusfasern zu fungiren. Am wahrscheinlichsten ist die anatomisch freilich noch nicht constatirte Annahme, dass jede einzelne Opticusfaser mit einem Zapfen in Verbindung steht, so dass die Erregung eines jeden Zapfens durch Licht den isolirten Erregungszustand einer bestimmten Faser vermittelt, während die Stäbchen höchst wahrscheinlich je mehrere mit einer Faser zusammenhängen, und zwar um so mehr, je weiter von der *macula lutea* entfernt, einen je grösseren Endbezirk

(Empfindungskreis) wir nach physiologischen Thatsachen der einzelnen Primitivfaser des Opticus zusprechen müssen. Kurz es giebt nicht eine einzige Thatsache, welche mit der in Rede stehenden Deutung der Function der JACOB'schen Haut nicht in Einklang zu bringen wäre, oder aus welcher sich ein Einwand gegen dieselbe entlehnen liesse. So lange freilich Zapfen und Stäbchen als getrennte mit den Nervenfasern nicht continuirlich verbundene Gebilde betrachtet wurden, war ein solcher Einwand, und zwar ein schwer in die Waage fallender vorhanden; es liess sich nicht absehen, in welcher Weise die durch das Licht in Thätigkeit gesetzten äussersten Netzhautelemente erregend auf die innersten, die Nervenfasern, wirken könnten, ausser etwa durch eine Spiegelung der Strahlen, wie sie von BRUECKE und HANNOVER gelehrt wurde, durch welche aber das Räthsel der Erregbarkeit der Fasern durch Licht und der räumlichen Wahrnehmung völlig ungelöst blieb. Jetzt dagegen, wo die Verbindung der Zapfen und Stäbchen durch die Radialfasern mit den Ganglienzellen und der Ursprung der Opticusfasern aus diesen Ganglienzellen wohl als anatomisches Factum angesehen werden darf, fällt jener Einwand zusammen, und gewinnt die Theorie bedeutend an Wahrscheinlichkeit. Dass die percipirenden Elemente die hinterste und nicht die vorderste Retinaschicht bilden, ein Umstand, den man häufig gegen die zuerst von KOELLIKER und MUELLER in ihrer jetzigen Gestalt geschaffene physiologische Interpretation der Zapfen- und Stäbchenfunction erheben hört, ist ein durchaus bedeutungsloser Einwand bei der vollkommenen Durchsichtigkeit der vor den genannten Theilen liegenden Netzhautelemente, während sich ein augenscheinlicher Grund gerade für diese Anordnung in der nothwendigen Nachbarschaft der zur Perception bestimmten Apparate mit dem absorbirenden Pigment der Chorioidea finden lässt.

Nach alledem stehen wir nicht an, die Lehre von der Wirkung des Lichtes auf die Retina in folgender Weise zu fassen. Die durch den Glaskörper bis zur Netzhaut fortgepflanzten Lichtwellen passiren ohne irgend einen physiologischen Effect hervorzurufen, die inneren Schichten der Retina bis zu der letzten, der Stäbchen- und Zapfenschicht. Die in die Substanz eines Zapfens oder Stäbchens eingedrungene Lichtwelle schafft hier durch ihre chemische oder physikalische Einwirkung auf dieselbe einen von ihrer eigenen Natur völlig differenten chemischen oder physikalischen Vorgang, welcher, auf irgend welche Weise durch die Radialfaser des betreffenden Stäbchens oder Zapfens fortgeleitet, eine Ganglienzelle erreicht, und hier in einen Nervenprocess umgesetzt wird, einen solchen hervorruft, welcher dann als Erregungszustand der aus der Ganglienzelle entspringenden Opticusfaser zum Gehirn eilt, um dort die Empfindung des Lichtes zu erzeugen. Von welcher Art der nächste Effect des Lichtes auf die Substanz der Zapfen oder Stäbchen ist, wissen wir nicht, und können es nicht einmal hypothetisch angeben; denkbar sind indessen mehrere Wirkungsweisen nach Analogie der anderwärts beobachteten Wirkungen der Aetherschwingungen. Denkbar ist z. B., dass die Lichtwelle in jener Substanz eine chemische Zersetzung

hervorbringt, und dadurch einen chemischen Reiz für die Opticusfaser schafft; denkbar ist, dass die Lichtstrahlen in den Stäbchen einen elektrischen Reiz schaffen, aber eben nur denkbar und möglich. Welcher Art aber auch dieser zwischen Aetherschwingung und Nervenerregung vermittelnd eingeschobene Vorgang sein möge, so beruht doch sicher nur auf ihm und seiner Erzeugung durch directe Einwirkung des Lichtes auf die Stäbchen und Zapfen die Möglichkeit der Erregung des Sehnerven durch das Licht.

Bilder beweisen nichts, aber sie verdeutlichen und versinnlichen; daher schliesslich noch folgendes Bild. Die Lichtwelle vermag ebensowenig den Nerven direct zu erregen, als der Druck unseres Fingers auf die Luft oder die Wand der Orgelpfeife ihre Luftsäule in tönende Schwingungen zu versetzen im Stande ist. Unser Finger löst die Töne mittelbar durch Niederdrücken der Tasten der Claviatur aus. Jeder bestimmten vom Finger angesprochenen Taste antwortet der Ton einer bestimmten Pfeife, indem die niedergedrückte Taste dem Winde den Eintritt in dieselbe frei macht. Die Opticusfasern entsprechen den Orgelpfeifen, der Claviatur die Mosaik der Jacob'schen Haut, jeder Zapfen einer Taste, welche von den Lichtwellen angesprochen einen dem Wind vergleichbaren Nervenreiz zu der ihr zugehörigen Opticusfaser schickt, deren Erregungszustand, den Schwingungen der Luftsäule gleich, eine Empfindung, wie diese den Ton, in's Leben ruft.

[1] H. Mueller, *über die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe, insbesondere als Beweismittel für die Lichtperception durch die nach hinten gelegenen Netzhautelemente*, Separatabdruck a. d. V. Bd. der *Würzburg. Verh.*, Würzburg 1855.

§. 239.

Die Qualitäten der Lichtempfindung. Jede Erregung der Opticusfasern, gleichviel durch welchen Reiz sie hervorgebracht wird, kommt als Lichtempfindung im Allgemeinen zur subjectiven Erscheinung; Aetherwellen, Druck auf das Auge, ein durch dasselbe geleiteter elektrischer Strom, alle diese so differenten Agentien erzeugen Empfindungen, welche in die Kategorie der Lichtempfindungen im Gegensatz zu Schall-, Geruchsempfindungen etc. gehören, während die Ruhe des Sehnerven als Dunkelheit, d. i. Mangel der Lichtempfindung, zum Bewusstsein kommt. Allein wir unterscheiden eine Anzahl verschiedener Qualitäten dieser Lichtempfindung, wir bezeichnen dieselbe als Empfindung der weissen, rothen, gelben, grünen, blauen, violetten Farbe, und unterscheiden von jeder dieser Qualitäten wieder mannigfache Modificationen. Im gewöhnlichen Leben spricht man auch von der Empfindung der schwarzen Farbe, eine schwarze Farbe als Empfindungsqualität existirt aber nicht, ein Sehobject erscheint schwarz, sobald kein Licht von ihm in das Auge dringt, die Stelle im Netzhautbild daher, welche ihm entspricht, in Ruhe bleibt. Definiren lassen sich die aufgeführten Empfindungsqualitäten nicht, ebensowenig unterein-

ander vergleichen, wir können nicht angeben, was blaue, was rothe Empfindung ist, worin sich beide von einander unterscheiden, wir kennen nur die Verschiedenheiten der äusseren Ursachen, durch welche die verschiedenen Empfindungsqualitäten erzeugt werden, aber nicht einmal die verschiedenen Modificationen des Erregungsprocesses, welchen diese verschiedenen Ursachen in den Opticusfasern hervorrufen, noch viel weniger die Differenzen der Empfindungsvorgänge in ihren centralen Endapparaten. Wir müssen uns daher auch auf die Analyse der Verschiedenheit der Erregungsursachen, welche erfahrungsmässig die eine oder die andere Empfindungsqualität bedingen, beschränken.

Betrachten wir zunächst den adäquaten Reiz des Sehnerven, die Undulationen des Lichtäthers, so lehrt die Physik, dass der undulirende Aether Wellen von verschiedener Länge und Geschwindigkeit bildet, dass es eine bestimmte Anzahl von Wellenarten giebt, deren jeder eine genau bestimmte und constante Länge und Geschwindigkeit zukommt. Den grössten Theil dieser Wellenarten bezeichnet die Physik nach ihrem physiologischen Effect, d. h. nach der Farbe der Empfindung, welche eine Lichtwelle bei ihrer Einwirkung auf die Enden des Sehnerven in der Netzhaut erzeugt, als Aetherwellen von verschiedener Farbe, oder kurz als rothes, blaues u. s. w. Licht; einen anderen Theil, welcher, wie wir gleich sehen werden, auf den Sehnerv unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht wirkt, nach seiner chemischen oder thermischen Wirkung als unsichtbare chemische oder Wärmestrahlen. Es galt bisher als Gesetz, dass nicht alle Aetherwellen Reize für den Sehnerven sind, sondern nur die von einer gewissen mittleren Länge; Wellen, welche kürzer sind, als die, welche die Empfindung des Violetten erzeugen, erregen unter gewöhnlichen Verhältnissen ebensowenig den Opticus, als diejenigen, welche länger sind, als die rothe Lichtempfindung bedingenden. Das Sonnenlicht ist eine Mischung aller farbigen, chemischen und thermischen Wellenarten, die gleichzeitige Einwirkung aller darin enthaltenen farbigen Wellen auf den Sehnerven erzeugt die Empfindung der weissen Farbe. Die Eigenschaft der Aetherwellen von verschiedener Länge, durch brechende Flächen in verschiedenem, aber für jede Wellenlänge constantem Grade von ihrem Wege abgelenkt zu werden, eine Eigenschaft, die wir schon bei der Lehre von der Chromasie des Auges besprochen haben, giebt uns ein Mittel an die Hand, das weisse Sonnenlicht in seine einzelnen einfachen Constituenten zu zerlegen. Lassen wir einen weissen Sonnenstrahl durch zwei im Winkel zusammenstossende Flächen eines Glasprisma's gehen, so treten bekanntlich die in dem Strahl ursprünglich vereinigten Strahlen von verschiedener Wellenlänge gesondert und divergirend aus und zwar so, dass die kürzesten Wellen am weitesten, die längsten am wenigsten von dem Wege, welchen alle gemeinschaftlich vor dem Eintritt in das Prisma verfolgten, abgelenkt sind. Auf einen auffangenden Schirm treffen sie daher in einem länglichen Raume nebeneinander in der Ordnung, welche durch das Verhältniss der Ablenkungscoëfficienten bedingt ist, auf. Die am weitesten abgelenkten

„chemischen" und die am wenigsten abgelenkten dunklen Wärmestrahlen bilden die beiden äussersten Gränzen, zwischen ihnen bilden die physiologischen Strahlen das „sichtbare" Spectrum in folgender Ordnung. An die chemischen Strahlen reihen sich die violetten an, es folgen blaue (Indigo- und Cyanblau), grüne, gelbe (orange), rothe, die rothen stossen an die dunklen Wärmestrahlen. In die Sprache der Physiologie übersetzt lautet die physikalische Beschreibung des Spectrums, in welcher nach einem öfters berührten Irrthum die Farbe den Aetherwellen und den von ihnen getroffenen Parthien des auffangenden Schirmes als Eigenschaft vindicirt ist, folgendermaassen. Die im Sonnenstrahl vereinigten Wellen von verschiedener Länge treffen, durch das Prisma gesondert, auf nebeneinander liegende Theile des Schirmes, von jedem Theile des Schirmes gehen die Wellen von bestimmter Länge wieder aus, welche auf ihn aufgetroffen haben, und gelangen zu dem in ihrem Bereiche befindlichen Auge, welches die von jedem bestimmten Punkte des Schirmes ausgegangenen Strahlen wieder in einem Punkte der Netzhaut vereinigt. Nothwendig entsteht auf der Netzhaut ein verkleinertes verkehrtes Bild des objectiven Spectrums, d. h. der Fläche des Schirmes, von welcher die verschiedenen Wellen ausgingen; es entspricht dieser Fläche eine Netzhautparthie, auf welche nebeneinander die verschiedenen Wellen in derselben relativen Ordnung, wie auf den Schirm auftreffen, und jede ihrer Art entsprechend auf die getroffenen Endapparate der Sehnervenfasern wirkt. Diejenigen Nervenenden, auf welche Wellen von 0,0007 Mm. Länge (oder 439 Billionen Schwingungen in der Secunde) treffen, gerathen in einen Erregungszustand, welcher zur Empfindung der rothen Farbe führt; die, welche von Wellen von 0,0006 Mm. Länge (697 Billionen Schwingungen in der Secunde) getroffen werden, in eine Erregung, welche die Empfindung der violetten Farbe veranlasst. Da wir unsere Gesichtsempfindung objectiviren und ihre Eigenschaften den erregenden äusseren Ursachen zusprechen, beziehen wir die Farbenempfindungen auf die Theile des Schirmes, von welchen die entsprechenden Wellen ausgingen, und sprechen von einer rothen oder violetten Stelle im Spectrum des Schirmes. Die Stelle der Retina, die Nervenenden, welche bei vorausgesetztem ungehinderten Durchgang durch die Augenmedien von den am stärksten gebrochenen kürzesten Wellen, und von den am wenigsten gebrochenen längsten Wellen getroffen werden, welche also auch auf der Netzhaut die beiden äussersten Gränzen des von Wellen überhaupt getroffenen Raumes bilden, werden nicht erregt; wir sehen daher die von diesen Wellen getroffenen Schirmtheile nicht, und können nur auf anderen Wegen von diesen Wellen von extremer Länge und Kürze, von grösster und geringster Brechbarkeit nachweisen, dass sie vorhanden sind und jenseits und diesseits des sichtbaren Spectrums auf den Schirm auftreffen. Die Gegenwart der längsten Wellen, der Wärmestrahlen, diesseits des rothen Theiles des Spectrums können wir mit dem Thermometer oder mit thermo-elektrischen Vorrichtungen, die Gegenwart der kürzesten Wellen, der chemischen Strahlen, jenseits des Violetten durch

ihre aus der Physik bekannte eigenthümliche Wirkung auf Silbersalze oder Guajaktinctur, am evidentesten durch ihre Wirkung auf Lösungen von schwefelsaurem Chinin, wie wir gleich sehen werden, beweisen.

Es fragt sich, warum die chemischen, wie die Wärmestrahlen unsichtbar sind, ob sie die getroffenen Nervenenden nicht zu erregen vermögen, keine Reize für dieselben bilden. Während man bis vor Kurzem den Grund ihrer Unsichtbarkeit darin suchte, dass sie die Netzhaut überhaupt nicht erreichten, sondern auf ihrem Wege durch das Auge von dessen brechenden Medien absorbirt würden, eine Erklärung, welche für die Wärmestrahlen auch jetzt noch nicht widerlegt ist, hat die Neuzeit für die brechbarsten Strahlen erwiesen, dass sie erstens nicht absorbirt werden, dass sie zweitens durch Veränderung ihrer Brechbarkeit sichtbar gemacht werden können, ja dass sie unter gewissen günstigen Bedingungen sogar bei unveränderter Wellenlänge den Sehnerven zu erregen im Stande sind, also als Reize für den Opticus dienen können. Es ist demnach die Bezeichnung dieser Strahlen als unsichtbare strenggenommen eine falsche. Wir müssen in der Erörterung dieser wichtigen Frage historisch zu Werke gehen. Bruecke [1] ist es, welcher durch directe Versuche die Absorption als Grund der Unsichtbarkeit zu erweisen versucht hat. Was zunächst die brechbarsten chemischen Strahlen betrifft, so benutzte Bruecke zur Entscheidung der Frage das Guajakharz, eine Substanz, welche die Eigenschaft hat, durch starkbrechbare Strahlen gebläut, durch schwachbrechbare entbläut zu werden, wenn auch die bläuende Wirkung nicht blos den unsichtbaren chemischen Strahlen, sondern zum Theil auch noch den nächst starkbrechbaren violetten Strahlen zukommt. Er fand in einer grossen Anzahl mannigfach modificirter Versuche, dass diffuses Licht, nachdem es durch die Substanz der Linse, oder der Cornea, oder des Glaskörpers, oder durch alle diese Medien zugleich getreten ist, eine auf Porzellan eingetrocknete Schicht von Guajaktinctur nur in sehr geringem Grade bläut, die durch unmittelbare Einwirkung des Lichtes gebläute Tinctur aber in hohem Grade wieder entbläut; er fand ferner, dass die chemischen Strahlen nach ihrem Durchgang durch die Augenmedien keine chemische Wirkung auf die Silbersalze des empfänglichen photographischen Papieres ausüben, und schliesst hieraus, dass die optischen Medien des Auges in hohem Grade die bläuenden Strahlen absorbiren. Was zweitens die jenseits des Rothen liegenden unsichtbaren Strahlen von grösster Wellenlänge betrifft, so wies Bruecke durch Versuche nach, dass diese Strahlen keine Wirkung auf die Thermosäule ausüben, wenn zwischen letzterer und dem Ausgangspunkt der Strahlen die optischen Medien des Auges eingeschaltet werden, dass selbst die leuchtenden Wärmestrahlen, wenn sie durch die Substanz der Augenmedien gegangen sind, eine ungleich schwächere Ablenkung der mit der Säule verbundenen Magnetnadel hervorbringen, als bei unmittelbarer Einwirkung auf die Säule. Bruecke behauptet daher, dass die optischen Medien des Auges für alle Strahlen von der verschiedensten Wellenlänge ein hohes Absorptionsvermögen besitzen, dass aber nur die Absorption

der am stärksten brechbarsten und der am schwächsten brechbarsten Strahlen eine ganz vollständige, und dadurch deren Unsichtbarkeit bedingt sei, während von allen übrigen Strahlen von mittlerer Wellenlänge immer noch ein gewisses Quantum nicht resorbirt zur Retina gelange, welches trotz seiner geringen Intensität den empfindlichen Sehnerv doch intensiv zu erregen, somit intensive Farbenempfindungen zu erzeugen vermöge. Diese Theorie BRUECKE's ist in neuester Zeit für die am stärksten brechbaren jenseits des Violetten liegenden Strahlen von DONDERS[2] durch schlagende Versuche als irrig erwiesen, das Vordringen dieser Strahlen bis zur Netzhaut unzweifelhaft dargethan worden. Der Beweis von DONDERS stützt sich auf die unendlich wichtigen Entdeckungen von STOKES[3] in Betreff der inneren Dispersion, deren Wesen wir daher kurz berühren müssen. JOHN HERSCHEL[4] hatte zuerst unter dem Namen der „epipolischen Dispersion“ das merkwürdige Phänomen beschrieben, dass eine Lösung von schwefelsaurem Chinin, welche in durchgehendem Licht klar und farblos erscheint, im auffallenden Licht eine schön himmelblaue Farbe zeigt, welche von einer dünnen blauen Schicht an der Oberfläche der Flüssigkeit, durch welche das Licht eintritt, herrührt. Die nähere Untersuchung dieses Phänomens brachte STOKES zu der Entdeckung, dass die Ursache desselben in der Fähigkeit der Chininlösung und einer Anzahl anderer Substanzen,[5] die Brechbarkeit des Lichtes zu ändern, und zwar die der am stärksten brechbaren jenseits des äussersten Violetts liegenden „unsichtbaren“ Strahlen zu vermindern, in eine solche, wie sie den blauen Strahlen zukommt, umzuändern, zu suchen sei. Treffen solche Strahlen auf die schwefelsaure Chininlösung, so werden durch diese Strahlen von solcher Brechbarkeit, welche die Netzhaut leicht zu erregen, also zu leuchten befähigt sind, gebildet; es ist strenggenommen keine unmittelbare Veränderung der Brechbarkeit der einfallenden unsichtbaren Strahlen, sondern vielmehr eine Hervorrufung von minder stark brechbaren Strahlen in dem schwefelsauren Chinin, welches demnach zum Selbstleuchter wird, fluorescirt. Es erklärt sich hieraus auch, dass nur die Oberfläche der Lösung blau erscheint, und dass Strahlen, welche einmal durch eine Chininlösung gegangen sind, beim Auftreffen auf eine zweite das Phänomen nicht mehr erzeugen, da schon in einer geringen Entfernung von der Oberfläche der ersten alle stark brechenden Strahlen in minder brechbare umgesetzt sind, so dass in den tieferen Flüssigkeitsschichten keine weitere innere Dispersion mehr stattfinden kann. Diese Veränderung der „unsichtbaren“ Strahlen durch schwefelsaures Chinin giebt ein Mittel an die Hand, sie in dem Spectrum leicht sichtbar zu machen. Fängt man das von einem Prisma zerstreute Sonnenlicht mit einem Schirm auf, welcher mit einer gesättigten Lösung von schwefelsaurem Chinin bestrichen ist, so bildet nicht mehr das Violett die äusserste Gränze, sondern jenseits derselben gewahrt man noch ein beträchtliches blau leuchtendes Feld; bringt man indessen zwischen der Lichtquelle und dem Prisma, oder auch vor dem auffangenden Schirm einen mit Chininlösung gefüllten Glastrog an, so erscheint das Spectrum auf dem Chinin-

papier nicht anders als auf dem gewöhnlichen Schirm, weil bereits vor dem Eintritt in das Prisma oder nach dem Austritt die chemischen Strahlen durch die Chininlösung eliminirt sind. MOSER bezeichnet die Farbe des jenseits H liegenden Theiles des Chininspectrums als „milchweiss“. Es ist leicht einzusehen, wie diese Thatsachen zur Entscheidung der Frage, ob die chemischen Strahlen bis zur Retina dringen, benutzt werden könnten; liess sich beweisen, dass dieselben auch nach ihrem Durchgang durch die optischen Medien des Auges durch schwefelsaures Chinin noch leuchtend werden, so war ohne Weiteres klar, dass sie auch im lebenden Auge die Netzhaut erreichen. Ist dies nicht der Fall, so kann der Grund entweder in der von BRUECKE angenommenen vollständigen Absorption, oder in dem Eintreten der „epipolischen Dispersion“ an einer der Oberflächen der brechenden Medien liegen. Letzteres ist entschieden nicht der Fall, keines der Augenmedien zeigt epipolische Farben, oder macht die chemischen Strahlen im Spectrum sichtbar. Dagegen hat DONDERS durch die sorgfältigsten Versuche erwiesen, dass die fraglichen Strahlen in gleicher Weise, wie die farbigen, durch Hornhaut, *humor aqueus*, Linse, Glaskörper hindurchdringen. Mochte er diese Substanzen, die flüssigen in Glaströge gefüllt, in Schichten von geringer oder grosser Mächtigkeit vor das zerlegende Prisma oder vor den auffangenden Schirm bringen, es entstand trotzdem das blau leuchtende Feld jenseits des Violetten auf dem mit Chininlösung bestrichenen Schirm, oder die blaue Oberfläche auf einer zwischen Glas eingeschlossenen Schicht dieser Flüssigkeit. Die Lichtstärke war meist durch Reflexion von den Oberflächen und unvollkommene Durchsichtigkeit der Augenmedien vermindert, aber in gleicher Weise die der schwachbrechbaren wie die der fraglichen chemischen Strahlen. Da wir im vorigen Paragraphen den Beweis geliefert haben, dass die hinterste Lage der Retina die Perceptionsapparate enthält, so wäre noch denkbar, dass vielleicht die vorderen Retinaschichten durch Absorption oder epipolische Dispersion die Unsichtbarkeit der chemischen Strahlen bedingten; allein auch diese Möglichkeit hat DONDERS durch directe Versuche widerlegt, die chemischen Strahlen dringen durch die ganze Dicke der Netzhaut ungehindert hindurch. Es blieb mithin nichts Anderes übrig, als in der Netzhaut selbst, in den Eigenschaften der Aufnahmeapparate derselben die Ursachen der Unsichtbarkeit der brechbarsten Strahlen zu suchen, den Schluss zu ziehen, dass der Sehnerv nicht erregbar ist, wenn die Wellenlänge der Aetherundulationen zu klein, die Schwingungsgeschwindigkeit zu gross wird, und hierin besteht jedenfalls eine interessante Analogie mit dem Hörnerven, dessen adäquater Reiz ja ebenfalls eine Wellenbewegung ist, und welcher ebenfalls nicht erregbar ist, wenn die Dauer der Perioden unter ein gewisses Minimum herabsinkt, wie wir pag. 687 gesehen haben, obwohl wir die Möglichkeit offen lassen mussten, dass die Nichterregbarkeit durch die Unfähigkeit der Vorbaue des Nerven, zu kurz dauernde Schwingungen zu leiten, begründet sei. Warum die Zapfen und Stäbchen der Retina aus den kürzesten Lichtwellen keinen Nervenreiz (oder, wie wir gleich sehen werden, nur einen

sehr schwachen) zu schaffen vermögen, lässt sich natürlich nicht einmal vermuthungsweise entscheiden, ebensowenig als sich angeben lässt, worin die Verschiedenheit der Reaction des Opticus auf die farbigen Strahlen, die doch an sich nur durch kleine Differenzen der Wellenlänge von einander abweichen, besteht, und wie die Folgen dieser verschiedenen Reaction, die verschiedenen Farbenempfindungen, die untereinander gar nicht vergleichbar sind, entstehen. Dass der Erregungsvorgang einer Opticusfaser, welcher zur blauen Empfindung führt, höchst wahrscheinlich gar nicht wesentlich von dem, welcher die rothe Empfindung veranlasst, verschieden ist, haben wir schon früher plausibel zu machen versucht. So stand die Frage, bis ganz vor Kurzem Helmholtz [6] nachwies, dass die sogenannten „unsichtbaren Strahlen“ jenseits des Violett sichtbar sind, d. h. dass sie ohne Veränderung ihrer Wellenlänge durch Verstärkung ihrer Intensität sichtbar zu machen sind, wenn sie auch verhältnissmässig sehr schwach erregend auf den Sehnerv wirken, dass der Grund ihrer Unsichtbarkeit unter gewöhnlichen Verhältnissen nur in ihrer Lichtschwäche liegt. Mit Hülfe einer Methode, deren Detail aus der Originalarbeit von Helmholtz zu ersehen ist, gelang es diesem Forscher, den in Rede stehenden Strahlen des Sonnenlichtes eine solche Lichtstärke zu geben, dass das violette Ende des Spectrums einen ziemlich ebenso grossen Zuwachs erhält, als bei seiner Auffangung auf Chininpapier nach Stokes, wie sich aus der Gegenwart der von Stokes beschriebenen und bezeichneten Liniengruppen (Frauenhofer'sche Linien) ergiebt. Helmholtz bezeichnet die brechbarsten jenseits des Violett liegenden Strahlen, auf welche jetzt nicht mehr der Name „unsichtbare“ passt, als die übervioletten, ihre Farbe schwankt je nach der Lichtstärke zwischen indigblau und weissblau.

Was die Wärmestrahlen jenseits der rothen betrifft, so liegt noch keine Thatsache vor, welche die Richtigkeit der Bruecke'schen Erklärung ihrer Unsichtbarkeit aus der Absorption durch die Augenmedien in Zweifel setzen könnte. Auch Helmholtz gelang es mit Hülfe seiner Methode nicht, das rothe Ende des Spectrums merklich über die Frauenhofer'sche Linie A hinaus zu verlängern.

Nachdem wir somit das Verhalten des Sehnerven gegen die einfachen Constituenten des gemischten Sonnenlichtes, die Abhängigkeit der Empfindungsqualität von der Wellenlänge der nicht weiter zerlegbaren Strahlen kennen gelernt haben, bleibt uns die wichtige Untersuchung des physiologischen Effectes, welchen je zwei oder mehrere der einfachen Strahlen bei gleichzeitiger Einwirkung auf den Opticus hervorbringen, übrig. Wir haben schon gesehen, dass die gleichzeitige Einwirkung aller farbigen Strahlen in der Mischung, wie sie das Sonnenlicht enthält, eine intensive Mischempfindung, die wir als Empfindung der weissen Farbe bezeichnen, bedingt. Der Beweis ist einmal durch die Zerlegbarkeit des weissen Sonnenlichtes in die Spectralfarben geführt, zweitens auf umgekehrtem Wege durch die Wiedervereinigung der Spectralfarben zu weissem Licht, wenn sie mit Hülfe des „Farbenkreisels“ zur gleichzeitigen Einwirkung auf die Netz-

haut gebracht werden, leicht zu führen. In gleicher Weise entsteht, wenn nur zwei oder mehrere Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge gleichzeitig dieselben Nervenenden treffen, eine Mischempfindung, nicht eine Doppelempfindung, trotzdem dass die Strahlen selbst unvereinigt nebeneinander hergehen. Es ist dies ein wichtiger Unterschied des Sehnerven vom Hörnerven; im Ohre erregen zwei gleichzeitig nebeneinander hergehende, und zum Labyrinth geleitete Schallwellenzüge keine Mischempfindung, sondern zwei nebeneinander bestehende, von einander durch ihre Höhe und ihren Klang unterscheidbare Tonempfindungen; das Auge vermag die resultirende Mischempfindung zweier Lichtwellenzüge nicht in ihre Componenten zu zerlegen, kein Merkmal an der Empfindung selbst verräth uns, ob ein optisch einfacher Lichtstrahl oder mehrere an sich verschiedenfarbige sie erregt haben (vergl. pag. 689).

Die Qualitäten der Mischempfindungen, d. h. also die Farben, welche bei dem Zusammentreffen von je zwei oder drei einfachen Lichtstrahlen in den ausserordentlich mannigfachen möglichen Combinationen entstehen, sind erst seit ganz kurzer Zeit durch Helmholtz [7] richtig festgestellt, die Irrthümer der alten Farbenlehre und ihre Ursachen schlagend nachgewiesen worden. Man hatte sich bisher darauf beschränkt, die Mischfarben an gemischten Pigmenten, anstatt an gemischten reinen Aetherwellen, wie sie das Prisma schafft, zu studiren, und war dadurch auf die vielfach modificirte Lehre von drei (oder vier) Grundfarben, durch deren Mischung sich alle möglichen anderen Farben herstellen liessen, gekommen. Die meiste Geltung erlangte die Annahme der drei Grundfarben: Roth, Gelb und Blau. Wir erwähnen beispielsweise den bekanntlich bisher für unumstösslich gehaltenen Lehrsatz, dass durch Vermischung von Gelb und Blau die grüne Farbe entstehe, das Nähere der alten Farbenlehre müssen wir als aus der Physik bekannt voraussetzen. Zu ganz anderen überraschenden Resultaten gelangte Helmholtz, als er den physiologischen Effect der Vermischung reiner durch das Prisma hergestellter Spectralfarben untersuchte. Die Versuchsmethode ist kurz folgende. In einen schwarzen Schirm werden zwei gleichlange schmale Spalten eingeschnitten, die mit ihren unteren Enden unter einem rechten Winkel zusammenstossen; beide Spalten werden gleichmässig von weissem Licht erleuchtet und aus einiger Entfernung durch ein Fernrohr betrachtet, vor dessen Objectiv das zerlegende Prisma mit vertical gerichteter Kante des brechenden Winkels befestigt ist. Man sieht dann von jeder der beiden schiefen Spalten ein Spectrum in Form eines schiefwinkligen Parallelogramms, die beiden Spectra der beiden Spalten decken sich aber theilweise so, dass jeder Farbenstreifen des einen jeden des anderen an einer Stelle des von beiden gemeinschaftlich bedeckten Raumes schneidet, und somit gleichzeitig alle möglichen Combinationen von je zwei einfachen Spectralfarben gebildet werden. Durch besondere mit gewohntem Scharfsinn ausgedachte Vorrichtungen sorgte Helmholtz dafür, dass man jede Stelle, an welcher zwei bestimmte Farben sich decken, isolirt

beobachten kann, ohne durch gleichzeitig auf andere Theile der Netzhaut fallende Farben in der Beurtheilung der Mischfarbe gestört zu werden, dass man ferner die Intensität jeder der beiden Constituenten beliebig vergrössern und verkleinern kann. Die Resultate, welche Helmholtz erhielt, sind folgende. Ursprünglich fand er, dass nur zwei Farben des Spectrums, nämlich Gelb und Indigblau[8] wahre Complementärfarben sind, d. h. bei gleichzeitiger Einwirkung auf den Sehnerven die Empfindung von reinem Weiss, wie die Gesammtheit aller Farbenstrahlen erzeugen. Dieses von den früheren Anschauungen so gänzlich abweichende Ergebniss ist auf mehrfachen von Helmholtz selbst angegebenen Wegen leicht zu constatiren. Bestreicht man die halbe Scheibe des Farbenkreisels mit reinem Gelb (Gummi Gutti oder Chromgelb), die andere mit Blau (Ultramarin oder Bergblau, welches dem Indigblau des Spectrums am nächsten kommt), so erscheint die Scheibe bei schneller Umdrehung dem Auge grauweiss, um so mehr rein weiss, je genauer die Pigmente den bezeichneten Spectralfarben entsprechen, durchaus aber nicht grün, wie die frühere Farbenlehre nach dem Erfolg der Mischung beider Pigmente lehrt. Ein noch leichter anzustellender, ebenso evidenter Versuch ist folgender. Man legt auf eine schwarze Unterlage eine chromgelb gefärbte Oblate, stellt hinter derselben vertical eine Glasplatte mit glatten parallelen Flächen auf, und sieht schräg von oben, gegen deren der Oblate zugewendete Fläche. Es erscheint dann das Spiegelbild der Oblate scheinbar hinter der Platte auf der schwarzen Unterlage liegend; legt man an diese Stelle eine ultramarinblaue Oblate, so dass sie von dem Spiegelbild gerade gedeckt wird, so erscheint diese grau oder grauweiss, indem gleichzeitig auf die Netzhaut die gespiegelten gelben und die directen von der Glasplatte durchgelassenen blauen Strahlen einwirken. Durch diese Weiss gebenden gelben und blauen Strahlen des Spectrums wird die ganze Breite desselben in drei Abtheilungen getheilt, in eine diesseits des Gelb liegende rothe, eine mitten inneliegende grüne und eine jenseits des Blau liegende violette. Helmholtz fand nun, dass man durch Zusammensetzung von drei Spectralfarben Weiss erzeugen kann, wenn man diese drei Farben aus allen drei Abtheilungen des Spectrums entlehnt, und zwar auf mannigfache Weise. So geben Roth, Grün und Violett bei folgenden ternären Combinationen Weiss:

Einfaches Roth	mit zusammengesetztem	mattem Blaugrün	
„ Grün	„	„	Purpurroth
„ Violett	„	„	mattem Gelb.

Folgende von Helmholtz entworfene Tabelle zeigt am übersichtlichsten die Mischfarben, welche bei allen möglichen Combinationen von je zwei einfachen Spectralfarben erhalten werden. Die erste Verticalreihe und die erste Horizontalreihe enthalten die Repräsentanten der einfachen Spectralfarben, die Mischfarbe je zweier findet man an der Stelle, wo sich die betreffenden Horizontal- und Verticalreihen schneiden.

	Violett	Blau	Grün	Gelb	Roth
Roth	Purpur	Rosa	Mattgelb	Orange	Roth
Gelb	Rosa	Weiss	Gelbgrün	Gelb	
Grün	Blassblau	Blaugrün	Grün		
Blau	Indigblau	Blau			
Violett	Violett				

Gegen diese überraschenden Resultate trat GRASSMANN auf, indem er zwar die complementäre Natur von Gelb und Indigo nicht bestritt, im Gegentheil nachwies, dass dieselbe von der NEWTON'schen Farbenmischungstheorie nicht so beträchtlich abweicht, wenn man NEWTON's Beschreibungen der Farbengränzen im Spectrum genau vergleicht, aber auch auf mathematischem Wege die unbedingte Nothwendigkeit, dass jede andere Spectralfarbe eine Complementärfarbe habe, mit welcher sie Weiss gebe, nachzuweisen, mithin die NEWTON'sche Theorie zu retten suchte. In der That kam HELMHOLTZ bei einer späteren unter grösseren Cautelen ausgeführten Untersuchung insofern zu etwas anderen Resultaten, als er sich überzeugte, dass Gelb und Indigblau nicht die einzigen Complementärfarben im Spectrum sind, sondern dass ausserdem noch drei andere Paare einfacher Farben darin enthalten sind, mit denen es, wenn auch etwas schwieriger, gelingt, reines Weiss zusammenzusetzen. Es sind dies folgende, auch nach GRASSMANN als Complementärfarben sich ergebende:

Violett und Grünliches Gelb,
Cyanblau „ Goldgelb,
Grünliches Blau „ Roth,

wobei zu bemerken ist, dass HELMHOLTZ mit Violett den Uebergangston zwischen Blau und Roth, in welchem ersteres überwiegt, am Spectrum des brechbaren Endes zwischen G und H bezeichnet, unter Indigblau das brechbare, unter Cyanblau das weniger brechbare Blau des Spectrums, unter Goldgelb die Gegend der Linie D versteht.[9] Die Ursache, warum es leichter gelingt bei Vermischung von Indigblau und Gelb die Empfindung von Weiss zu erhalten, als bei den übrigen Farbenpaaren, liegt in den Accommodationsverhältnissen des Auges. Da, wie wir bei der Lehre von der Chromasie des Auges gesehen haben, die Vereinigungspunkte der Strahlen von verschiedener Farbe im Auge nicht

zusammen-, sondern hintereinander fallen, ist es unmöglich, dasselbe gleichzeitig z. B. für violette und grünlichgelbe Strahlen, deren Brechbarkeitsdifferenz sehr beträchtlich ist, zu accommodiren. Accommodirt man das Auge für die violetten Strahlen, so bilden die gelben Zerstreuungskreise, so dass ein gelber Hof um ein violettes Centrum erscheinen wird, und umgedreht. Um beide Farben völlig zur Deckung auf der Netzhaut zu bringen, ist es nöthig, einen mittleren Accommodationsgrad anzunehmen, bei welchem beide Farbenstrahlen gleichgrosse Zerstreuungskreise bilden. Dies gelingt aber nicht leicht, und zwar um so schwerer, je weiter die Vereinigungspunkte beider Farben auseinander, je entfernter die Farben also auch im Spectrum von einander liegen, am schwierigsten also bei Violett und grünlichem Gelb, bei Roth und Grünlichblau, leichter bei Cyanblau und Goldgelb, Indigblau und Gelb. Dazu kommen noch einige andere Umstände, welche nach Helmholtz das Zustandekommen der reinen weissen Empfindung bei den zuerst genannten Farbenpaaren erschweren.[10]

Die Ursache der Irrthümer der alten Farbenlehre, den Grund, warum die Erscheinungen bei Vermischung von Pigmenten sich ganz anders als bei Vermischung der entsprechenden Aetherwellen gestalten, hat Helmholtz aufgeklärt. Haben wir ein pulverförmiges Pigment, so dringt das auffallende weisse Licht durch alle seine Theilchen in allen Schichten, und wird daher nicht nur von der Oberfläche, sondern auch aus der Tiefe reflectirt. Es wird aber von diesem Stoff ein Theil der einfachen Farbenstrahlen, welche das weisse Licht bilden, absorbirt, es werden demnach zum Auge nur die nicht absorbirten Farbenstrahlen reflectirt, in deren Farbe uns dann der Körper erscheint. Mischen wir nun ein gelbes und ein blaues Pulver, so wird von der Oberfläche des Gemisches blaues und gelbes Licht reflectirt, welches, wenn es allein zur Wirkung käme, die Empfindung des weissen bedingen würde. Es kommt aber zum Auge auch das aus den tieferen Schichten des gemischten Pulvers reflectirte Licht, dies ist ein solches, welches sowohl durch die blauen als durch die gelben Pigmenttheilchen hindurchdringen kann; nun lassen blaue Körper grünes, blaues und violettes Licht, gelbe Körper rothes, gelbes und grünes Licht durch sich hindurchdringen; durch das Gemisch kann daher nur das von beiden Stoffen durchgelassene grüne Licht dringen, es wird dasselbe daher dem Auge grün erscheinen müssen.

So viel von den Empfindungsqualitäten, welche durch die Einwirkung der Aetherwellen von verschiedener Länge auf die Endapparate des Opticus in der Retina bedingt werden, eine Lehre, welche erst dann ein ebenso exactes Kapitel der Physiologie bilden wird, als sie es jetzt in der Physik bildet, wenn wir im Stande sein werden, den Vorgang, welchen die Aetherwellen in den Aufnahmeapparaten des Sehnerven auslösen, die Differenzen dieser Vorgänge und der zugehörigen Erregungszustände in der Opticusfaser, welche durch Aetherwellen von verschiedener Länge, und die Vermischungen mehrerer, bedingt werden, und endlich die verschiedenen Wirkungen dieser Modificationen des Erregungszu-

standes auf die centralen Endapparate des Nerven, aus welchen die Seele die Empfindungsqualitäten schöpft, erkannt haben werden.

Ueber die Empfindungsqualitäten, welche andere (nicht adäquate) Reize bei ihrer Einwirkung auf den Sehnerven hervorrufen, können wir uns kurz fassen. Der Sehnerv beantwortet vermöge der Beschaffenheit seiner centralen Endapparate nicht allein die Einwirkung der Lichtwellen, die ihn mittelbar erregen, sondern auch die oben als allgemeine unmittelbare Nervenreize aufgeführten Einflüsse, mögen sie ihn an seinen Enden in der Retina oder im Verlauf seiner Fasern am Stamme treffen, mit Lichtempfindung, und zwar bald mit der Empfindung weissen Lichtes, bald mit farbigen Empfindungen, ohne dass wir auch hier den Grund dieser Verschiedenheit aufzuklären im Stande sind. Mechanische Reize, Druck, Zerrung oder Durchschneidung des Opticusstammes, Druck, welcher auf die Fasern in der Retina entweder durch äussere Compression des Auges, oder durch Ueberfüllung der Blutgefässe der Netzhaut hervorgebracht wird, führt in der Regel zur Empfindung weissen Lichtes, seltner zu farbigen Erscheinungen. Intensität, Dauer, Form der durch mechanische Reize hervorgerufenen Lichterscheinungen im Sehfeld sind nach der Beschaffenheit der Erregungsursache verschieden. Die Durchschneidung aller Sehnervenfasern im Stamm soll eine äusserst intensive blitzartige Empfindung bedingen, ähnlich dem bekannten Lichtblitz, welchen ein heftiger Schlag gegen das Auge erzeugt, wobei ebenfalls die mechanische Erschütterung einen grossen Theil oder alle Opticusfasern erreicht. Eine beschränkte und dauernde Lichterscheinung entsteht, wenn wir mit dem Finger seitlich auf den Augapfel drücken; wir nehmen eine kreisförmige leuchtende Figur in dem dunklen Sehfeld wahr, welche scheinbar auf der dem drückenden Finger gerade gegenüberliegenden Seite des Auges liegt, und sich, wenn wir den Finger bewegen, in entgegengesetzter Richtung zu bewegen scheint. Die Erscheinung geht aus von der Stelle der Retina, auf welche der Druck des Fingers wirkt; worauf die Beurtheilung der Lage und Bewegungsrichtung beruht, werden wir unten erörtern, wo wir von der Objectivirung der Empfindungen und der Projection der Eindrücke in das von der Vorstellung objectivirte Sehfeld handeln werden. Die häufig bei kranken Augen zu beobachtende Erscheinung des Funkensehens, die Wahrnehmung rasch durcheinander sich bewegender Lichtpunkte wird von dem Druck hergeleitet, welchen bei überfüllten Gefässen und gesteigerter Empfindlichkeit der Retina die in den Capillaren sich bewegenden Blutkörperchen auf die Perceptionselemente ausüben.

Der Erfolg der elektrischen Reizung des Sehnerven ist besonders in früherer Zeit Gegenstand der eifrigsten Forschungen gewesen. Wir haben schon oben bei der Lehre von der elektrischen Reizung der Nerven überhaupt erwähnt, dass der Sehnerv, wie die übrigen Sinnesnerven, insofern eine Abweichung von dem an motorischen Nerven erwiesenen Gesetz machen, als dieselben nicht nur durch die plötzliche Dichtigkeitsschwankung des elektrischen Stromes, sondern auch durch den constanten Strom erregt werden; dass also nicht nur Oeffnung und

Schliessung der Kette durch momentane Empfindungen beantwortet werden, sondern eine wenn auch weniger intensive Empfindung während der ganzen Zeit des Geschlossenseins fortdauert. Wir haben ferner bereits erwähnt, dass auch beim Sehnerven die **Richtung**, in welcher er vom Strom durchlaufen wird, auf die Art der consecutiven Erscheinung von Einfluss ist. Eine blitzartige Erscheinung begleitet die Schliessung und Oeffnung, während des Geschlossenseins erscheint im Sehfeld eine farbige Figur, welche mit der Umänderung der Stromrichtung eine Umkehr der Farbenvertheilung erleidet. Ritter[11] war es, welcher die Erfolge der elektrischen Reizung, wie für alle Nerven, so auch für den Sehnerven, mit unermüdlichem Eifer zu erforschen suchte, allein Befangenheit in vielfachen Vorurtheilen, das Bestreben, die Erscheinungen am Sehnerven seinem an Missverständnissen und irrigen Voraussetzungen reichen „Zuckungsgesetz" (s. pag. 468) conform zu machen, verhinderten ihn, die Erscheinungen selbst nüchtern zu beobachten, und noch weit mehr, das Beobachtete unbefangen auszulegen; seine Aussprüche, deren exacte Form nur eine illusorische ist, sind daher nur mit äusserster Vorsicht aufzunehmen. Dagegen zeichnen sich die nicht weniger sorgfältigen späteren Beobachtungen von Purkinje[12] durch ihre objective, leicht durch den Versuch zu constatirende Wahrheit aus. Es verhält sich die Erscheinung, welche der constante Strom erzeugt, nach Purkinje folgendermaassen. Bringt man die positive Elektrode an den Mund, die negative an den Augapfel, so erscheint im Sehfeld an der Stelle, welche der Eintrittsstelle des Sehnerven entspricht, eine hellviolette Scheibe, im Achsenpunkte des Auges ein rautenförmiger dunkler Fleck, von einem ebenfalls rautenförmigen gelben Lichtsaum umgeben, in einiger Entfernung davon, durch einen dunklen Zwischenraum getrennt, noch ein weniger intensiv gelbes, rautenförmiges Band, und endlich an den Gränzen des Sehfeldes ein schwacher hellvioletter Schein. Vertauscht man die Pole, so kehren sich die Farben, so wie die Licht- und Schattenparthien um. Die Eintrittsstelle des Sehnerven erscheint dunkel mit violettem Saum, dem Achsenpunkt des Auges entpricht eine hellviolette rautenförmige Scheibe, um dieselbe herum, durch ein dunkles Intervall getrennt, zeigt sich ein violettes Rautenband, und am Rand des Sehfeldes bemerkt man einen blassen gelblichen Lichtschimmer. Die Erscheinung tritt jedesmal am lebhaftesten beim Schluss der Kette hervor, ist verhältnissmässig schwach während des Geschlossenseins, und kehrt sich bei der Oeffnung momentan in die entgegengesetzte Erscheinung um. Eine Erklärung dieser Erscheinung, der Ursache der bestimmten Farben, ihrer Vertheilung, und der Umkehr mit der Strömungsrichtung lässt sich zur Zeit nicht geben.[13] Ueber die Reaction des Sehnerven gegen thermische und chemische Reize liegen keine Beobachtungen vor.

[1] Bruecke, *über das Verhalten der optischen Medien des Auges gegen Licht- und Wärmestrahlen*, Mueller's *Arch.* 1845, pag. 262 und 1846, pag. 379. In letzterer Arbeit glaubte Bruecke die Absorption der brechbarsten Strahlen durch die Augenmedien mit folgendem Versuch zur Gewissheit erhoben zu haben. Lässt man das prismatische Spectrum des Sonnenlichtes auf eine empfängliche Silber- oder Collodiumplatte auf-

treffen, so verändern auch die chemischen, jenseits des Violettes liegenden Strahlen das Jodsilber ziemlich intensiv, so dass demnach das photographirte Spectrum einen entsprechenden Zuwachs, wie das auf Chininpapier aufgefangene, erhält. BRUECKE stellte nun aus den verschiedenen brechenden Medien des Auges, Hornhaut, Linse und Glaskörper eine dioptrische Combination künstlich her mit beibehaltener natürlicher Reihenfolge der einzelnen Medien, und fand, dass, während die Wirkung des violetten Lichtes nach dem Durchgang durch dieses Auge noch äusserst intensiv war (in wenigen Minuten einen schwarzen Fleck auf der empfänglichen Schicht hervorbrachte), die Wirkung der jenseits des Violett liegenden Strahlen durch die Einschaltung des Auges in ihren Weg gänzlich aufgehoben wurde. Auch dieses so bestimmte negative Resultat kann die später von DONDERS und HELMHOLTZ erhaltenen positiven Beweise für den Durchgang der in Rede stehenden brechbarsten Strahlen durch die Augenmedien nicht entkräften. — [2] DONDERS, *over de verhouding der onzigtbare stralen van sterke breekbaarheid tot de middelstoffen van het oog, Nederland. Lancet* 1853, abgedruckt in *Onderz. ged. in het phys. Labor. der Utrecht. hoogesch. Jaar VI.* pag. 1, deutsch in MUELLER's *Arch.* 1853, pag. 459. — [3] STOKES, *on the change of refrangib. of Light, Philosoph. transact.* 1852, P. II. pag. 463, und POGGENDORF's *Ann.* Supplementband IV. 2. Stück, pag. 177, und Bd. LXXXIX. pag. 627. Vgl. auch MOSER, ebendaselbst Bd. LXXXIX. pag. 165. — [4] HERSCHEL, *Philosoph. Transact.* 1845; BREWSTER, *Transact. of the royal soc. of Edinburgh,* Tom. XVI. 1846. — [5] Eine ziemliche Anzahl anderer, meist organischer Substanzen haben in gleicher Weise, wenn auch nicht in so hohem Grade, als das schwefelsaure Chinin, das Vermögen, die Brechbarkeit der chemischen Strahlen zu vermindern; es gehört hierher: eine alkoholische Lösung des grünen Farbstoffes der Blätter, das alkoholische Extract von Stechapfelsaamen, ein schwaches Absud von Rosskastanienrinde, verschiedene Lösungen von Orseille, Lackmus, Guajak, Krapp etc. Zu dem Versuch mit Chininlösung löst man das käufliche schwefelsaure Chinin in 200 Th. Wasser und säuert die Lösung mit Schwefelsäure ein. — [6] HELMHOLTZ, *Ueber die Zusammensetzung von Spectralfarben*, POGGENDORF's *Ann.* 1855, No. 1, pag. 11. — [7] HELMHOLTZ, *über die Theorie der zusammengesetzten Farben*, MUELLER's *Arch.* 1852, pag. 460 u. a. a. O.; vergl. ferner GRASSMANN, *zur Theorie der Farbenmischung*, POGGENDORF's *Ann.* Bd. LXXXIX. pag. 69. — [8] Das Gelb, welches zu Indigblau complementär ist, ist ein schmaler Strich im Spectrum zwischen den Linien *D* und *E*, näher an *D*, das Indigo umfasst den Raum von der Mitte zwischen *F* und *G* bis gegen *G* hin. — [9] HELMHOLTZ macht auf die auffallende Vertheilung der complementären Farben im Spectrum aufmerksam. Während das äusserste Roth und Goldgelb einen beträchtlichen Raum zwischen sich haben, liegen ihre Complementärfarben, grünliches Blau und Cyanblau ganz dicht nebeneinander; während das äusserste Violett und Indigo einen sehr breiten Raum im Spectrum einnehmen, bilden ihre Complemente, grünliches Gelb und Gelb nur äusserst schmale Streifen. — [10] HELMHOLTZ bestimmte direct das Verhältniss der Wellenlängen der Complementärfarben; die Resultate enthält folgende Tabelle, in welcher die Zahlen die Wellenlängen in Milliontheilen eines Pariser Zolles ausdrücken.

Farbe	Wellenlänge	Complementärfarbe	Wellenlänge	Verhältniss der Wellenlänge
Roth	2425	Grünblau	1818	1,334
Orange	2244	Blau	1809	1,240
Goldgelb	2162	Blau	1793	1,206
Goldgelb	2120	Blau	1781	1,190
Gelb	2095	Indigblau	1716	1,221
Gelb	2085	Indigblau	1706	1,222
Grüngelb	2082	Violett	von 1600 ab	1,301.

Vergl. die graphische Darstellung dieses Verhältnisses in POGGENDORF's *Ann.* 1855, *Taf.* I. *Fig.* 3. Durch ein ebenso geistreich ausgedachtes Verfahren ermittelte HELMHOLTZ das Verhältniss der Helligkeit complementärer Mengen von verschiedenen einfachen Farben; es ergab sich, dass dieses Verhältniss ein anderes war bei verschiedener absoluter Lichtstärke der Farben, und zwar wie folgt:

	bei starkem Licht:	bei schwachem Licht;
Violett zu Grüngelb	1 : 10	1 : 5
Indigo zu Gelb	1 : 4	1 : 3
Cyanblau zu Orange . . .	1 : 1	1 : 1
Grünblau zu Roth	1 : 0,44	

Hieraus folgert Helmholtz weiter, dass die verschiedenen einfachen Farben in verschiedenem Grade gesättigte Färbung besitzen, die am meisten gesättigte Violett, die am wenigsten gesättigte Gelb. — [11] Die an verschiedenen Stellen mitgetheilten Beobachtungen Ritter's finden sich kritisch zusammengestellt in du Bois, *Thier. Elektricität*, Bd. I. pag. 284 und 345. — [12] Purkinje, Kastner's *Arch. f. d. gesammte Naturlehre*, 1825, Bd. V. pag. 434, und du Bois a. a. O. pag. 350. — [13] Treffliche Abbildungen der elektrischen Lichtfiguren giebt Ruete in seinem Prachtwerk.

§. 240.

Verschiedene Netzhauterregbarkeit. Die Reaction der Sehnervenfasern gegen Lichtwellen von bestimmter Länge ist nicht bei allen Augen genau dieselbe, wie daraus hervorgeht, dass die Feinheit des Unterscheidungsvermögens verschiedener Farben ausserordentlich verschieden ist, dass manche Personen einzelne Farben überhaupt gar nicht richtig wahrzunehmen, nicht von anderen Farben zu unterscheiden im Stande sind. Die Ursache dieser Mangelhaftigkeit kann freilich ebensowohl in einer unvollkommenen Erregbarkeit der peripherischen Endapparate des Opticus in der Retina durch die verschiedenen Aetherwellen, als in einer unvollkommenen Reaction der centralen Endapparate des Nerven gegen die verschiedenen Modificationen des Erregungszustandes der Fasern gesucht werden, ohne dass vorläufig zu entscheiden ist, welche der beiden Möglichkeiten in Wirklichkeit stattfindet, oder wenn beide vorkommen, welche im gegebenen Falle zu Grunde liegt. Dass der Farbensinn durch Uebung verfeinert werden kann, d. h. dass man durch Uebung verschiedene Farbennuancen und Farbenbeimengungen leichter erkennen und richtig bestimmen lernt, ebenso wie wir durch Uebung den Drucksinn oder Muskelsinn beträchtlich verfeinern können, ist wohl von vornherein nicht in Zweifel zu stellen. Allein es giebt ursprüngliche Mängel des Farbensinnes, die auf diese Weise nicht zu beseitigen sind. Es kommen namentlich nicht selten Fälle vor, dass Personen das Roth gar nicht aufzufassen vermögen, sondern stets für Grau empfinden; andere fassen das Blau nicht richtig auf, empfinden es als Blaugrau. Für die Physiologie sind diese Mängel so lange ohne Werth, als wir ihre Ursachen nicht kennen.[1]

[1] Vergl. Seebeck, Poggendorf's *Annal.* Bd. XLII. pag. 179. Seebeck hat mit grösster Sorgfalt fünfzehn Fälle untersucht, an denen er sich folgender Methode bediente. Er liess die betreffenden Personen 300 Arten verschiedenfarbigen Papieres nach den Farben ordnen, und erkannte daraus, welche dem normalen Auge als verschieden erscheinende Farben dem abnormen als identisch erscheinen. Es stellte sich das interessante Resultat heraus, dass alle Fälle in zwei wesentlich untereinander verschiedene Klassen unterzubringen sind. In die erste Klasse gehören solche, welche für den specifischen Eindruck aller Farben überhaupt einen sehr mangelhaften Sinn haben; am unvollkommensten ist er für Roth und das complementäre Grün, indem sie diese beiden Farben von Grau schlecht oder gar nicht unterscheiden, nächstdem für Blau, welches sie auch vom Grau schlecht unterscheiden; am meisten ausgebildet ist ihr Sinn für das Eigenthümliche des Gelb, welches sie aber auch vom Weiss weniger unterscheiden, als gesunde Augen. (Solche Personen hielten folgende Farben für identisch: Helles Orange und reines Gelb; Hellgrün, Graubraun und Fleischfarben; Rosenroth, Grün und Grau; Carmoisin, Dunkelgrün und Haarbraun; Lila und Blaugrau; Himmelblau, Graublau und Graulila.) Zur zweiten Klasse gehören solche, welche

ebenfalls Gelb am besten erkennen, Roth etwas besser, Blau etwas weniger vom Farblosen, vorzüglich aber Roth von Blau viel unvollkommener als die erste Klasse unterscheiden. Der Unterschied von der ersten Klasse besteht demnach darin, dass sie nur eine geschwächte Empfindung von den wenigst brechbaren Strahlen haben.

§. 241.

Contrastfarben und inducirte Farben. Wir kommen jetzt zu einer Klasse von Gesichtserscheinungen, über deren Natur und Entstehung bis auf den heutigen Tag trotz der aufopferndsten Experimentalforschung noch keine völlige Klarheit herrscht, so dass Bruecke noch vor wenigen Jahren gestehen musste, was Fechner zwölf Jahre früher ausgesprochen: dass wir uns nämlich noch immer im Anfang der Kenntniss befinden. Unter gewissen Umständen entspricht die Qualität der Empfindung nicht der Beschaffenheit des Lichtes, welches von dem Sehobject ausgeht, es erscheint uns anders gefärbt, als unter anderen Umständen; ja selbst schwarze Objecte erscheinen unter gewissen Verhältnissen gefärbt. Es ist leider ebenso unmöglich, alle hierher gehörigen Erscheinungen unter einem einfachen Gesetze kurz zusammenzufassen, als uns die Gränzen des Lehrbuches verbieten, alle Erscheinungen mit den offenbar vorhandenen individuellen Abweichungen einzeln genau zu erörtern, alle die unzähligen Versuche der Männer, welche sich damit beschäftigt haben, wiederzugeben. Wir verweisen in dieser Beziehung auf die Specialarbeiten insbesondere von Fechner und Bruecke.[1]

Im Allgemeinen kommen alle zu besprechenden Erscheinungen darauf hinaus, dass die Empfindungsqualität, welche von einer bestimmten Stelle der Netzhaut aus erzeugt wird, ausser von der Beschaffenheit der Lichtwellen, welche diese Stelle treffen, auch von der Farbe des Lichtes abhängt, welches auf die übrigen Stellen der Netzhaut einwirkt. Wird eine beschränkte Stelle der Netzhaut von farbigem Licht, die übrigen dagegen von weissem Licht getroffen, betrachten wir also ein farbiges Object auf weissem Grunde, so nimmt auch der Grund eine Farbe an, deren Qualität von der des farbigen Objectes abhängt, meist die complementäre zu letzterer ist, und als subjective Contrastfarbe bezeichnet wird. Wird ein Theil der Netzhaut gar nicht, der übrige dagegen von farbigem Licht erregt, betrachten wir also ein farbiges Object auf schwarzem Grunde, oder ein schwarzes Object auf farbigem Grunde, so erscheint uns auch das Schwarz in einer Farbe, die ebenfalls, abgesehen von individueller Abweichung, für jede Farbe des farbigen Theiles des Sehfeldes eine bestimmte ist. Man bezeichnet nach Bruecke den auf beschatteten Theilen der Netzhaut hervorgerufenen Eindruck als inducirte Farbe.

Fassen wir jetzt die Erscheinungen selbst in's Auge; folgende meist leicht zu wiederholende Versuche sind am geeignetsten, dieselben darzustellen. Nimmt man ein grünlich gefärbtes Glas, belegt dasselbe mit Spiegelfolie, und hält gegen dasselbe ein Streifchen weisses Papier, so

erblickt man bei geeigneter Stellung des Auges und Papieres zwei Bilder, das von der Hinterfläche und das von der Vorderfläche des Glases gespiegelte. Das erstere erscheint in der Farbe des Glases, das zweite daneben gesehene nicht weiss, sondern deutlich röthlich gefärbt, also in der Complementärfarbe des hinteren Bildes. Ist das Glas blau, so erscheint das vordere Bild gelb, ist es roth, so erscheint es grün, ist es gelb, so erscheint es blau. Hält man z. B. vor ein rothes Glas ein schwarz bedrucktes Stückchen Papier, so sieht man die schwarze Schrift in dem Bild der Hinterfläche grün, hält man ein schwarzes Papier mit weisser Schrift davor, so erscheint umgekehrt die Schrift in dem Bild der Vorderfläche in der Complementärfarbe der Glasfarbe (Fechner). Die subjective Complementärfärbung der schwarzen Schrift in ersterem Falle ist schon ein Beispiel der Farbeninduction auf ruhenden, nicht erregten Netzhautstellen, welche wir sogleich durch weitere Versuche belegen werden. Betrachtet man ein Stück farbiges Papier oder eine farbige Oblate auf weissem Grund, so nimmt Anfangs der weisse Grund für eine kurze Zeit, wenn die Oblate z. B. roth war, deutlich eine complementäre grünliche Färbung an,[2] sehr bald aber geht dieselbe in eine rothe über; es erscheint also der Grund in derselben Farbe als das Object. Noch deutlicher zeigt sich diese Erscheinung, die anfänglich complementäre und die spätere identische Farbe, wenn man umgedreht ein Stück weisses Papier auf farbigem Grunde betrachtet (Fechner). Legt man auf weissem Grund zwei verschieden gefärbte Oblaten nebeneinander und fixirt ihre Berührungsstelle, so erscheint der Grund nach einiger Zeit in der Mischfarbe beider. Blickt man durch ein Loch in einer farbigen Oblate auf eine helle weisse Wand, so erscheint das Loch ebenfalls Anfangs complementär, später identisch mit der Oblate gefärbt. Diese Thatsache bildet scheinbar einen Widerspruch, welchen Fechner indessen mit Zuhülfenahme der farbigen Nachbilder, von denen wir im folgenden Paragraphen handeln werden, erklärt; sehen wir eine rothe Oblate auf weissem Grunde an, so ermüdet das Auge für die rothe Farbe, und es bildet sich statt ihrer die Empfindung der complementären grünen Farbe aus, zu dieser subjectiven grünen Farbe der Oblate erscheint der Grund in der complementären rothen Farbe. Daher wird die rothe Farbe des Grundes deutlicher und lebhafter, wenn man nach längerer Betrachtung die rothe Oblate entfernt, und das an ihrer Stelle erscheinende grüne Nachbild betrachtet. Farbige Objecte auf farbigem Grunde nehmen in der Regel keine subjective Färbung an; es treten meist nur die Farben deutlicher durch den Contrast hervor. Ausnahmen kommen im Folgenden zur Sprache.

Eine andere hierher gehörige Erscheinung ist die der farbigen Schatten; die beste Methode, das Phänomen zu erzeugen, ist folgende von Fechner angegebene. Man bringt im Fensterladen eines finsteren Zimmers zwei quadratische Oeffnungen horizontal nebeneinander in zwei Fuss Entfernung an, durch eine der Oeffnungen lässt man das Tageslicht frei einfallen (tageshelle Oeffnung), während in die andere ein farbiges Glas eingesetzt ist (farbige Oeffnung); beide können durch bewegliche

Schieber beliebig verkleinert werden, um die eindringende Lichtmenge zu reguliren. Stellt man nun in einiger Entfernung von der Oeffnung einen undurchsichtigen Stab senkrecht auf einer weissen Fläche auf, so wirft derselbe nothwendig zwei von seinem Fusspunkt divergirende Schatten auf die Fläche, einen von der tageshellen Oeffnung gebildeten von dem farbigen Licht beschienenen, und einen von der farbigen Oeffnung gebildeten vom Tageslicht beschienenen. Der erstere erscheint dann in der Farbe des Glases, welches die eine Oeffnung bedeckt, der zweite dagegen in der zu dieser complementären Farbe. Ist z. B. die Farbe des Glases roth, so erscheint der von dem Tageslicht gebildete Schatten roth, der vom rothen Licht gebildete, vom Tageslicht beleuchtete grünlich. Nimmt man statt der farbigen Oeffnung das rothgelbe Licht einer Kerze, so erscheint der von ihr geworfene, vom Tageslicht beschienene Schatten deutlich blau, und zwar nicht, wie Pohlmann[3] behauptet, objectiv blau gefärbt durch das blaue Himmelslicht, sondern, wie Fechner schlagend erweist, hauptsächlich durch dieselbe Contrastwirkung, wie in den vorher beschriebenen Versuchen, nur subjectiv blau. Durch Abänderung der Grössenverhältnisse beider Oeffnungen kann man es stets dahin bringen, dass der subjectiv und der objectiv gefärbte Schatten gleich intensiv gefärbt erscheinen. Hat man diese Gleichheit erreicht und vergrössert dann die tageshelle Oeffnung, so wird die subjective Farbe des einen Schattens immer mehr mit Weiss verdünnt und endlich ganz unscheinbar; verkleinert man die tageshelle Oeffnung, so verdunkelt sich die subjective Farbe allmälig beträchtlich. Schliesst man die tageshelle Oeffnung ganz, so dass nur ein Schatten durch das Licht der farbigen Oeffnung erzeugt wird, so zeigt dieser nach Fechner immer noch die subjective Complementärfarbe, wenn auch ungleich schwächer, als bei Zutritt von Tageslicht; er erscheint roth, wenn das Glas der farbigen Oeffnung grün ist, und umgekehrt. Es ist klar, dass in diesem Falle auf den Schatten gar kein Licht fällt, aus welchem die Complementärfarbe erzeugt werden könnte, sondern nur etwas Licht von der Farbe des Glases, welches die Wände des Zimmers reflectiren; betrachtet man diesen Schatten durch eine innen geschwärzte Röhre für sich, so erscheint er daher auch in der Farbe des Glases, ein Beweis, dass es nur das gleichzeitige Sehen des von der farbigen Oeffnung beleuchteten Grundes ist, welches die subjective Erscheinung der Complementärfarbe bedingt. Setzt man in beide Oeffnungen Gläser von derselben Farbe, von denen jedoch das eine heller gefärbt ist, so erscheint nach Fechner der von dem helleren Glas beleuchtete Schatten in der subjectiven Contrastfarbe. Sind beide Gläser gleich hell, aber die Oeffnungen verschieden gross, so soll zuweilen der von der kleineren Oeffnung beleuchtete Schatten complementär gefärbt erscheinen.

Während nach Fechner die subjective Contrastfarbe immer die complementäre der objectiven im Sinne der alten Farbenlehre ist, während nach ihm auch die Erregung eines Theiles der Netzhaut durch eine Farbe, auf einem nicht erregten, beschatteten Theil der Retina die Induction der complementären Farbe bedingt, ist Bruecke in letzterer

Beziehung theilweise zu abweichenden Ergebnissen gekommen. Er stellte den Versuch so an, dass er in die einfache Oeffnung eines Ladens in dem dunklen Zimmer ein farbiges Glas einsetzte, und eine zwischen demselben und dem Auge befindliche schwarze Scheibe betrachtete, deren einfaches Bild sich demnach auf dem farbigen Grunde projicirte. War das Glas roth, so dass also der peripherische Theil beider Netzhäute von rothem Licht erregt wurde, so erschien die Scheibe grün, es wurde also in Fechner's Sinne die Complementärfarbe auf dem beschatteten Theil der Retina inducirt. War dagegen das farbige Glas grün, so erschien die Scheibe nicht roth, wie nach Fechner's Theorie vorauszusetzen war, sondern ebenfalls grün; die inducirte Farbe der beschatteten Netzhautparthien war also mit der inducirenden identisch. Bei einem violetten Glase, welches indessen noch Strahlen von allen Farben, namentlich viel Roth durchliess, erschien die Scheibe schön blau oder blauviolett; die inducirte Farbe war also die Mittelfarbe zwischen dem von den rothen Strahlen inducirten Grün und dem von den violetten wahrscheinlich inducirten Violett. Blaue und gelbe Gläser gaben keine so bestimmten Resultate. Bei gelbem Glase z. B. erschien die Scheibe zwar einigen Beobachtern schwach blau, anderen dagegen gelbgrün, Bruecke selbst fast schwarz, nur mit gelblichem Schimmer. In allen letzteren Fällen zeigt sich also keine entschieden complementäre Induction. Liess Bruecke die Scheibe vor dem farbigen Glase in kleinen Elongationen hin und her schwingen, so dass er zwei deutliche sich theilweise deckende Doppelbilder, welche den beiderseitigen Gränzlagen der Scheibe entsprechen, sah, die dazwischen liegende Bahn aber nur als matter Schimmer erschien, so erblickte er bei Anwendung des grünen Glases die sich deckenden Theile des Doppelbildes dunkelgrün, die sich nicht deckenden roth. Die rothe Farbe der letzteren ist indessen nicht als inducirte Complementärfarbe zu betrachten, sondern der überwiegenden Wirkung des wirklich complementär gefärbten Nachbildes, von dem wir im folgenden Paragraphen handeln werden, zuzuschreiben. Es wechselte an den Netzhautparthien, welche den sich nicht deckenden Theilen des Doppelbildes entsprechen, sehr schnell die primär inducirte grüne Farbe der Scheibe und das secundäre rothe Nachbild derselben ab; das Ueberwiegen des letzteren über die Empfindung der inducirten Farbe schiebt Bruecke auf eine „Verstimmung" des Sensoriums, von welcher gleich weiter die Rede sein wird.

Leider lässt sich für die aufgeführten Thatsachen der Contrastwirkung und Farbeninduction eine genügende physiologische Erklärung zur Zeit noch nicht geben, wir besitzen nur Fragmente einer Theorie, und zwar hauptsächlich nur negative. Zunächst lässt sich mit Bestimmtheit erweisen, dass alle die in Frage stehenden Erscheinungen rein subjectiv, dass die Contrastfarben, die complementären Schattenfarben, die nach Bruecke's Versuchen inducirten Farben durchaus nicht objectiv ausserhalb des Auges vorhanden sind, dass nicht Lichtwellen von einer der Empfindungsqualität entsprechenden Länge von den Objecten, welche in den Farben erscheinen, ausgehen. Fechner hat bereits in seiner

ersten Abhandlung mit grossem Fleiss durch scharfsinnige Versuche die von OSANN[4] behauptete objective Natur der Contrastfarben schlagend widerlegt, aus denselben Versuchen, durch die OSANN die Objectivität erwiesen zu haben glaubte, das Gegentheil abgeleitet. Nur einen dieser Beweise führen wir an. Stellt man auf die oben angegebene Weise mit zwei Oeffnungen im Laden zwei complementär gefärbte Schatten her, und betrachtet durch eine innen geschwärzte Papprōhre den einen vom farbigen Licht gebildeten vom Tageslicht beleuchteten so, dass er allein das Gesichtsfeld erfüllt, so erscheint er doch eben so gefärbt, als wenn man ihn ohne Röhre betrachtet. OSANN schliesst hieraus auf das reelle Vorhandensein dieser Farbe des Schattens, weil sie sich auch bei Hinwegfall des contrastirenden Eindruckes der Umgebung auf die Netzhaut zeige. Das Factum ist richtig, die Deutung aber falsch. FECHNER fand ebenfalls den Schatten bei Betrachtung durch die Röhre noch complementär gefärbt; aber er behielt auch dann noch dieselbe Farbe, wenn das farbige Glas von der Oeffnung während der Betrachtung durch die Röhre weggenommen, oder durch ein andersfarbiges, selbst durch das complementär gefärbte Glas ersetzt wurde. Die von dem neuen Farbenglas geforderte Complementärfarbe zeigte sich erst nach Entfernung der Papprōhre, wenn also die Einwirkung des Contrastes möglich wurde. Blickt man dagegen durch die Röhre auf den von dem farbigen Licht beleuchteten Schatten, der ohnstreitig objectiv gefärbt ist, so erkennt man momentan die neue Farbe beim Wechsel des Glases. Blickt man ferner auf den complementären Schatten durch die Röhre, bevor das Farbenglas eingesetzt ist, so kommt der Eindruck der Complementärfarbe überhaupt nicht zu Stande; der Schatten erscheint (wie schon oben für den einfachen Schatten angegeben wurde) in der objectiven Farbe des Glases selbst, in Folge der Reflexion von den Zimmerwänden. Hieraus geht unzweifelhaft hervor, dass im ersten Versuche das Fortbestehen des complementären Eindrucks lediglich auf einer Täuschung des Urtheiles, auf einer gewissen Hartnäckigkeit, mit welcher die subjective Empfindung auch nach dem Aufhören der Ursache sich erhält, beruht. So entschieden nun die Nichtobjectivität der fraglichen Farben erwiesen ist, so ist doch mit der Bezeichnung „subjective Farben" durchaus nicht Alles erklärt. Es entsteht vor Allem die Frage, ist ein positiver Erregungszustand der peripherischen Nervenenden, also der Netzhauttheile, auf welche das Bild des subjectiv gefärbten Objectes fällt, vorhanden, und zwar derselbe Erregungszustand, welchen die der subjectiven Farbe entsprechenden Lichtwellen erregen, oder findet in den Centralorganen bei der Farbeninduction eine Uebertragung des Eindruckes in modificirter Qualität von den erregten auf die nicht erregten Nervenenden, bei den Contrastfarben eine wechselseitige Umstimmung der Empfindungsprocesse in verschiedenen Nervenenden statt, oder endlich ist bei den farbigen Schatten z. B. der Erregungsprocess, welchen der subjectiv gefärbte Schatten vermöge seiner Beleuchtung durch gemischtes Tageslicht hervorbringt, in den peripherischen, wie in den centralen Apparaten des Sehnerven genau derselbe, wie er es ohne die Gegenwart der

objectiven Contrastfarbe in der Umgebung ist, und die Erscheinung der Complementärfarbe lediglich eine Täuschung des Urtheils über die Qualität der Empfindung? Fechner, welcher Contrastfarben und inducirte Farben als zusammengehörige Erscheinungen auffasst, spricht sich über ihre Entstehung dergestalt aus, dass der Eindruck, den eine Stelle der Netzhaut empfängt, auf eine gewisse Weise mit reagire auf die übrigen Stellen der Netzhaut, und zwar in der Art, dass die Veränderungen, welche der direct und der sympathisch afficirte Netzhauttheil erfahren, stets complementär zu einander seien. Abgesehen davon, dass die Erscheinungen der inducirten Farben theilweise mit dem letzten Theil der Fechner'schen Erklärung in Widerspruch stehen, ist dieselbe nur eine Vorstellung, die selbst einer näheren Erklärung und der Beweise bedarf. Die Bezeichnung der sympathischen Affection ist bekanntlich in früherer Zeit vielfach gemissbraucht worden, ohne dass man im Stande war, ihr eine exacte physiologische Interpretation zu geben. Bruecke hat gezeigt, dass bei der Erklärung der in Rede stehenden Phänomene Contrastfarben und inducirte Farben streng auseinander zu halten sind. Bei ersteren findet an den Netzhautstellen, welche die subjective Farbe empfinden, eine objective Erregung durch Lichtwellen, und zwar durch gemischtes weisses (neutrales, Bruecke) Licht, statt, bei letzteren dagegen findet gar keine Erregung der Netzhautstellen, welche die inducirte Farbe empfinden, statt, oder höchstens eine sehr schwache durch einen Theil des Lichtes von der inducirenden Farbe. Für die Contrastfarben nimmt Bruecke an, dass der Erregungszustand der betreffenden Netzhautstellen nicht der Qualität der subjectiven Farbe, sondern der Einwirkung des objectiven weissen Lichtes entspreche. Nehmen wir den Fall an, dass von den beiden Oeffnungen, durch welche zwei complementär gefärbte Schatten erzeugt werden, die farbige durch grünes Glas geschlossen sei, so erscheint der subjectiv gefärbte Schatten roth, obwohl die betreffende Netzhautstelle sicher nicht von rothen Lichtwellen, sondern von gemischtem weissen Licht getroffen wird. Die rothe Farbe kann keine von dem grünen Licht der Umgebung inducirte sein, da Grün nicht Roth, sondern Grün inducirt. Es bleiben also nur zwei Möglichkeiten: entweder wird jene Netzhautstelle in den Erregungszustand, der dem Weiss entspricht, versetzt, und nur die durch das grüne Licht der Umgebung im „Sensorium“ hervorgebrachte Verstimmung ist es, welche uns das Weiss für Roth halten lässt, oder das grüne Licht ändert die Erregbarkeit der ganzen Netzhaut so, dass weisses Licht einen Erregungszustand, der sonst dem rothen Licht entspricht, hervorbringt. Letztere Annahme wäre eine völlig grundlose, die Erklärung der subjectiven Contrastfarben aus einer Verstimmung dagegen findet in Analogien gewichtige Stützen. Fast alle unsere Sinne bieten uns analoge Beispiele der Umstimmung des Urtheiles über eine Empfindungsqualität durch den Contrast. Wasser von + 10^0 erscheint der eingetauchten Hand kalt, wenn sie vorher in Wasser von 20^0 eingetaucht war, warm dagegen, wenn sie vorher mit Wasser von 5^0 in Berührung war. Ebensowenig als wir eine absolute Vorstellung von Warm und Kalt im

Gedächtniss festhalten, ebensowenig ist auch unsere Vorstellung von der Empfindungsqualität des Weissen eine unveränderliche, absolute, sondern die tägliche Erfahrung lehrt uns, dass wir zu verschiedenen Zeiten Objecte für weiss halten, die nebeneinander sehr verschieden gefärbt erscheinen. Die Aetherwellen, welche die Empfindung von Roth und Grün vermitteln, unterscheiden sich durch ihre Länge, können aber nicht als Gegensätze betrachtet werden; ebensowenig die Aetherwellen, welche irgend welche Complementärfarben, sei es im Sinne der alten Farbenlehre oder nach Helmholtz, hervorbringen. Anders verhält es sich mit den durch sie erzeugten Empfindungen selbst. Nimmt man an, dass die Complementärfarben für die subjective Anschauung Gegensätze sind (wofür eben die Erscheinungen der Contrastwirkung am besten zu sprechen scheinen), so ist sehr erklärlich, dass wir reines Weiss für Roth halten, wenn es neben einem Weiss erscheint, welches einen beträchtlichen Ueberschuss von Grün enthält, welches aber unserer Vorstellung in Folge der gerade vorhandenen Stimmung als Weiss erscheint. Bruecke führt die bekannte Erfahrung an, dass die Gegenstände, durch eine farbige Brille betrachtet, Anfangs zwar alle von der Farbe des Glases tingirt erscheinen, sehr bald aber unsere Vorstellung sich gewissermaassen so für die Farbe des Glases accommodirt, dass wir die Gegenstände in den natürlichen Farben zu sehen glauben. Trägt man z. B. eine blaue Brille, so erscheint sehr bald der Schnee, durch dieselbe gesehen, vollkommen weiss, und nur ein Blick über das Brillenglas hinweg zeigt uns die Differenz des farbigen Weiss gegen das natürliche. Auf diese Weise erklärt nun Bruecke, dass der vom rein weissen Tageslicht beleuchtete Schatten, neben dem mit überschüssigem Grün gemischten Weiss der Umgebung, durch welches die Vorstellung vom Weiss gewissermaassen verschoben wird, uns roth erscheint, obwohl der Erregungszustand der dem Schatten entsprechenden Netzhautstelle derselbe ist, wie ihn weisses Licht als solches hervorbringt. Die subjectiven complementären Contrastfarben beruhen demnach nicht auf positiven correspondirenden Erregungszuständen der Netzhäute, sondern nur auf einer Veränderung des Maassstabes, nach welchem das Sensorium die nackten Empfindungsqualitäten beurtheilt und deutet.

Ganz anders verhält es sich nach Bruecke mit den inducirten Farben, bei welchen natürlich von einer falschen Deutung eines durch objectives Licht hervorgerufenen Erregungszustandes in der Vorstellung nicht die Rede sein kann. Er sucht zu beweisen, dass an den beschatteten Netzhautstellen nothwendig ein positiver, der Qualität der inducirten Farbe entsprechender Erregungszustand vorhanden sein müsse; er folgert dies vor Allem aus der Thatsache, dass die inducirten Farben als solche im Stande sind, complementär gefärbte Nachbilder, von denen im folgenden Paragraph die Rede sein wird, zu liefern. Hat man auf die oben beschriebene Weise die schwarze Scheibe auf dem grünen Glas als Grund betrachtet, so dass sie ebenfalls grün erschien, und schliesst dann das Auge, so erblickt man ein helles rothes Nachbild der Scheibe auf dunklem Grund; die inducirte Farbe entwickelt in diesem

Falle also ein complementäres Nachbild, während die inducirende objective Farbe kein solches hervorbringt. Die Beweiskraft dieser Thatsache wird erst aus den folgenden Erörterungen vollkommen verständlich werden. Auf welche Weise nun aber diese Induction, der positive Erregungszustand auf den beschatteten Netzhautparthien zu Stande kommt, ist ein völlig dunkles Räthsel, welches durch Ausdrücke, wie Sympathie oder Mitempfindung, nicht um einen Schritt seiner Lösung näher gebracht wird. Nur so viel scheint uns *a priori* unzweifelhaft, dass die Uebertragung der Erregung von den objectiv erregten Nervenfasern auf die secundär erregten nicht an der Peripherie in der Netzhaut selbst, sondern nur in den Centralorganen stattfinden kann.

[1] Vergl. FECHNER, *über die subjectiven Complementärfarben*, POGGENDORF's *Annal.* Bd. XLIV. pag. 221. und *über die subjectiven Nebenbilder*, ebendas. Bd. L. pag. 433; BRUECKE, *Untersuchungen über subjective Farben*, ebendas. Bd. LXXXIV. pag. 418. In diesen wichtigsten Abhandlungen finden sich zugleich die Angaben der früheren Literatur und eine Kritik der betreffenden Untersuchungen. — [2] Bei diesem Versuch erscheint nicht jedem Auge der weisse Grund leicht in der complementären Contrastfarbe; nach MEYER (*über Contrast- u. Complementärfarben*, POGGENDORF's *Ann.* Bd. XCV. pag. 170) soll dies jedoch augenblicklich geschehen, wenn man das farbige Papier auf weissem Grunde (oder das weisse Papier auf farbigem Grunde) mit einem Bogen feinen durchsichtigen Briefpapiers bedeckt. — [3] POHLMANN, POGGENDORF's *Ann.* Bd. XXXVII. pag. 319. — [4] OSANN, POGGENDORF's *Ann.* Bd. XXVII. pag. 694, Bd. XXXVII. pag. 287. u. Bd. XLII. pag. 72.

§. 242.

Von der Dauer des Gesichtseindruckes und den Nachbildern.[1] Die Empfindung, welche Lichtwellen durch ihre Einwirkung auf die Endapparate des Sehnerven hervorrufen, erlischt nicht momentan mit dem Aufhören der Lichteinwirkung, sondern überdauert den objectiven Reiz um einen unter verschiedenen Bedingungen verschiedenen Zeitraum; dieselben Netzhauttheile, welche ein leuchtendes Object zur Empfindung gebracht, erzeugen nach Entfernung des Objectes, oder Verwendung oder Schluss des Auges ein Nachbild desselben, mit anderen Worten, der erregte Sehnerv kommt nach Beendigung des Reizes nicht momentan zur Ruhe, sondern verharrt noch eine Zeit lang im Erregungszustand. Eine Menge bekannter Erscheinungen und leicht zu wiederholender Versuche beweisen das Ueberdauern der Empfindung über die objective Einwirkung. Bewegt man eine glühende Kohle im dunkeln Raume langsam im Kreise, so sieht man die leuchtende Masse in ihrer wahren Gestalt von Punkt zu Punkt der Kreisbahn fortrücken, dreht man rascher und rascher, so erreicht man eine Geschwindigkeit, bei welcher man einen continuirlichen feurigen Kreis erblickt, welcher da, wo die Kohle sich wirklich befindet, am hellsten, hinter ihr allmälig an Lichtintensität verliert; bei noch grösserer Geschwindigkeit endlich erscheint der ganze Kreis gleich hell, wie die Kohle selbst; man erblickt dieselbe gleichzeitig an allen Punkten ihrer Kreisbahn. Die Erklärung ist einfach. Die Empfindung, welche die leuchtende Kohle von jedem

Punkte aus erregt, dauert eine bestimmte Zeit lang, während welcher die Kohle sich weiter bewegt, und von neuen Bahnstellen aus auf neue Netzhautstellen neue Eindrücke erzeugt. Die Erscheinung des feurigen Kreises kommt zu Stande, wenn die Geschwindigkeit der Bewegung so gross ist, dass die Zeit eines einmaligen Umlaufes der Kohle der Dauer der von einem Punkt aus erregten Empfindung gleich ist, dass also die Empfindung, welche sie von dem Punkte *a* der Bahn aus erregt hat, noch nicht erloschen ist, oder gerade erlischt, wenn die Kohle nach Durchlaufung der Kreisbahn wieder in *a* ankommt, und ebenso die Empfindung vom folgenden Punkt *b* bis zur Wiederankunft der Kohle in *b* dauert. Theilt man eine Scheibe, die sich um eine durch ihren Mittelpunkt gehende Achse drehen lässt, in so viel Sectoren, als das Sonnenlicht bei seiner Zerlegung durch ein Prisma in verschiedenfarbige Wellen zerlegt wird, und trägt in die Sectoren die einzelnen Farben in der Ordnung, wie sie im Spectrum aufeinander folgen, ein, so erscheint die Scheibe bei einer gewissen Geschwindigkeit der Umdrehung weiss, oder wenigstens grau und zwar wiederum bei der Geschwindigkeit, welche der Dauer der Empfindung gleich ist, so dass auf allen der Scheibe entsprechenden Netzhautparthien die Empfindungen aller einzelnen Spectralfarben sich gleichsam decken, und zur resultirenden Empfindung des Weiss combiniren. Trägt man auf eine Hälfte der Scheibe Indigblau, auf die andere Chromgelb auf, so erscheint die Scheibe bei rascher Umdrehung ebenfalls weiss, weil nach HELMHOLTZ' Entdeckung diese beiden Farben complementär sind, d. h. bei vereinter Einwirkung auf die Netzhaut die Empfindung von Weiss erzeugen.[2] Ferner beruhen auf der Dauer des Netzhauteindruckes die überraschenden Bewegungsphänomene der sogenannten Wunderscheiben, deren Princip aus der Physik bekannt ist, welche auch in der Physiologie zur Demonstration von Bewegungen äusserst lehrreiche Anwendung finden.[3] So erzeugt jeder Lichteindruck ein Nachbild, wenn auch von noch so kurzer Dauer, und es könnte Wunder nehmen, dass wir diese Nachbilder nicht fortwährend beim Gebrauch unserer Augen wahrnehmen, dass sie nicht störend in die Schärfe der objectiven Wahrnehmungen eingreifen. Allein es ist zu bedenken, erstens, dass die Dauer und Intensität des Nachbildes nur bei intensiven oder sehr lange anhaltenden Lichtreizen eine längere, merkliche ist, zweitens, dass die schwachen Nachbilder meist von den stärkeren objectiven Eindrücken, welche dem sie hervorrufenden Reiz unmittelbar folgen, übertönt werden, so dass selbst zur Wahrnehmung des intensiven Blendungsbildes, welches nach dem directen Sehen in die Sonne entsteht, eine gewisse Aufmerksamkeit und Uebung gehört, welche freilich es auch dahin bringen kann, dass wir fortwährend auch schwächere Nachbilder erkennen, und durch sie in den objectiven Wahrnehmungen gestört werden. Wie kurze Dauer des Lichtreizes zur Erzeugung eines Nachbildes erforderlich ist, wenn nur der Reiz eine gewisse Intensität besitzt, beweist der elektrische Funken, welcher trotz seiner momentanen Dauer nicht nur überhaupt eine Empfindung, sondern auch ein Nachbild zu Stande bringt.[4] Je intensiver der Reiz, oder je

länger seine Dauer, desto intensiver ist das Nachbild, desto länger verharrt es im Auge. Das Licht von verschiedener Farbe verhält sich nicht ganz gleich in Bezug auf die Erzeugung von Nachempfindungen, am leichtesten bringt sie das gemischte weisse Licht, weniger leicht das gelbe, am schwierigsten das blaue und violette hervor. PLATEAU und VALENTIN haben die Dauer der Nachempfindung direct mit Hülfe von Drehscheiben, deren Umdrehungsgeschwindigkeit messbar, und auf welchen ein Sector von weisser oder bunter Farbe von gemessener Breite auf schwarzem Grunde angebracht war, zu bestimmen gesucht. Es ergiebt sich aus den mitgetheilten Umständen, welche auf die Dauer des Nachbildes von Einfluss sind, dass ein constanter Werth für dieselbe nicht existiren kann. Es bleibt übrigens die Dauer auch des intensivsten Nachbildes immer auf kleine Zeiträume beschränkt, und man darf nicht Erscheinungen, die zu den Halucinationen gehören, mit Nachbildern verwechseln. So darf es schwerlich als Beispiel langer Nachempfindung betrachtet werden, wenn FECHNER angiebt, dass er nach mehrstündigen Beobachtungen am Magnetometer das Nachbild der Scala desselben mit ihren Zahlen tagelang erblickt, so oft er das Auge schliesst; es ist diese Vision als Thätigkeit der Phantasie ohne zu Grunde liegende Erregung des Sehnerven zu betrachten.[5]

Die Erscheinungen des Nachbildes beschränken sich nun aber keineswegs auf die einfache kurze Fortdauer des primären Eindruckes, von welcher bisher die Rede gewesen ist, sondern es reiht sich an das Ende dieser primären Nachempfindung noch eine complicirte Folge wechselnder Erscheinungen an, welche nicht so einfach auf ein Fortbestehen des vom objectiven Licht erweckten Erregungszustandes des Sehnerven zurückzuführen sind, deren Erklärung Gegenstand eines berühmten, noch immer nicht vollkommen entschiedenen Streites zwischen PLATEAU und FECHNER geworden ist. Es sind dies die Erscheinungen, welche man als subjective Nachbilder bezeichnet, welche von dem primären Eindruck theils durch ihre Farbe, theils durch die Art der Vertheilung von Hell und Dunkel sich unterscheiden. In letzterer Beziehung unterscheidet man positive und negative Nachbilder, wobei die von BRUECKE gewählten Bezeichnungen positiv und negativ dieselbe Bedeutung, wie in der Photographie haben; d. h. ein positives ist ein solches, in welchem hell ist, was im angeschauten Object hell war, dunkel, was in diesem dunkel war; ein negatives dagegen ein solches, in welchem dunkel erscheint, was im Object hell war und umgekehrt. In Bezug auf die Färbung der Nachbilder ist vorauszuschicken, dass man Nachbilder, welche in der Farbe des Objectes erscheinen, von solchen unterscheidet, welche (bei farbigen Objecten) in der complementären Contrastfarbe des Objectes, oder auch (bei weissen Objecten) in verschiedenen Farben erscheinen. Positive und negative, identisch und complementär gefärbte Nachbilder bilden in bestimmter Ordnung eine continuirliche Reihe von Erscheinungen, welche sich an den erlöschenden primären Netzhauteindruck anschliesst.

Nach der Einwirkung eines intensiven farbigen Lichtes auf die Netzhaut ist die vollständige Reihenfolge der Erscheinungen im geschlossenen Auge nach BRUECKE's sorgfältigen Beobachtungen folgende. Zuerst und fast unmittelbar beim Erlöschen des primären Eindruckes entsteht ein meistens momentanes, positives, complementär gefärbtes Nachbild; dann folgt eine Pause, dann das erste positive, identischgefärbte Nachbild, dann ein negatives, complementär gefärbtes, dann wieder ein positives, identisch gefärbtes und so fort, bis endlich ein allmälig verschwindendes negatives, complementäres Bild die Reihe schliesst. Betrachtet man also z. B. durch ein rein rothes Glas eine Lichtflamme längere Zeit, und schliesst dann das Auge, so erscheint zunächst nach dem Erlöschen des primären Eindruckes eine helle schön grüne Flamme auf dunklem Grunde, dann eine helle rothe Flamme, dann eine grüne Flamme dunkel auf hellem Grunde, dann wieder eine helle rothe Flamme und so in dem angegebenen Wechsel fort. Der Uebergang vom positiven zum negativen Bild findet nach BRUECKE allemal so statt, dass in ersterem die complementäre Farbe vom Rande aus, wo sie einen Saum bildet, nach der Mitte des Bildes zu fortschreitet, während beim umgedrehten Uebergang die primäre Farbe immer zuerst in der Mitte erscheint. Das am kürzesten dauernde und daher auch früher meist übersehene erste positive, complementäre Nachbild ist zuerst von PURKINJE beobachtet worden; derselbe giebt an, dass man beim mässig raschen Drehen einer glühenden Kohle hinter derselben zunächst ein Stück der Bahn roth sehe (Fortdauer des primären Eindruckes), dann aber nach einem kurzen Zwischenraum ein helles grünes Bahnstück, offenbar also BRUECKE's positives, complementäres Nachbild folge. Selbst das erste positive, identisch gefärbte Nachbild geht, wie schon FECHNER angiebt, so rasch vorüber, dass es leicht übersehen wird. Am constantesten und am leichtesten zu beobachten ist das negative, complementär gefärbte Nachbild.

Etwas anders gestalten sich die Erscheinungen nach der Einwirkung gemischten und insbesondere weissen Lichtes auf die Retina. Es kann bei weissem Licht von complementären Nachbildern nicht die Rede sein; das positive Nachbild derselben erscheint indessen nur bei schwachen Eindrücken wirklich farblos, bei intensiven Eindrücken dagegen zeigt es die besonders von FECHNER und BRUECKE mit Aufopferung ihrer Augen studirten prachtvollen Phänomene des Abklingens der Farben, d. h. das positive Nachbild nimmt nacheinander verschiedene Farben an, bevor es dem dunkel auf hellem Grunde erscheinenden negativen Bilde Platz macht. Betrachtet man ein von der Sonne beschienenes Stück weisses Papier auf schwarzem Grunde, oder die Sonne selbst, und schliesst dann die Augen vollständig gegen äusseres Licht ab, so erscheint nach FECHNER zunächst ein schnell vorübergehendes weisses Nachbild, darauf folgt als zweite Phase ein lichtblaues Bild mit violettem oder lilafarbnem Randschein, als dritte Phase ein lichtgrünes mit rothgelbem Saume, hierauf zuweilen ein rothgelbes Bild, meist jedoch unmittelbar als vierte Phase, nachdem vorher um das grüne Bild ein dunkelrother Ring mit blauem Saume entstanden ist, ein dunkelrothes

Bild, an welchem der blaue Saum (oft noch mit grünlichem Randschein) fortbesteht; als letzte Phase folgt ein dunkelblaues (oder blaugrünes) Nachbild.[6] Nach BRUECKE ist die Reihe des Farbenwechsels im positiven Nachbild: Hellgrün oder Hellblau (mit rothem oder orangefarbenem Saume), Blau, Violett, und zuletzt Tiefroth. Nach dem Verschwinden des Roth erscheint ein schwarzes negatives Bild auf hellem Grunde. Betrachtet man durch ein Fenster anhaltend den hellen blauen Himmel, so erscheint bei Schluss der Augen ein schön blaues Nachbild der Fensterscheiben, gegen welche das Fensterkreuz sich dunkel abzeichnet, das Blau geht in Violett und Roth über; dann kommt das negative Bild, helle Fensterkreuze auf dunklem Grunde zum Vorschein. Von besonderem Interesse ist, dass nach FECHNER ein analoges Abklingen der Farben schon während der Einwirkung eines intensiv weiss leuchtenden Objectes merklich wird. Betrachtet man ein von der Sonne beschienenes Stück weisses Papier auf dunklem Grunde, so überzieht sich dasselbe mit einem dunklen Schleier, welcher durch verschiedene Farben abklingt, erst gelb, dann blaugrau oder blau, endlich rothviolett oder roth erscheint; nur der Rand bleibt hell.[7] Dass auch die Empfindung der Farbe bei Betrachtung farbiger Objecte schon während der Betrachtung sich abschwächt, und daraus das Auftreten der identischen Färbung des weissen Grundes als Contrastfarbe zur Complementärfarbe des Objectes nach FECHNER zu erklären ist, haben wir im vorhergehenden Paragraphen erwähnt.

Wir haben im Bisherigen die Erscheinungen der Nachbilder betrachtet, wie sie sich bei geschlossenem Auge, also bei Abhaltung jeder objectiven Lichteinwirkung gestalten; allein es treten solche auch bei geöffnetem Auge hervor, wenn wir dasselbe nach Betrachtung des Objectes, dessen Nachbild entstehen soll, auf einen schwarzen Grund, aber auch, wenn wir es auf einen weissen oder farbigen Grund richten, so dass weisses oder farbiges Licht auf dieselben Netzhautstellen, welche die subjectiven Nachbilder entwickeln, fällt. Betrachten wir eine blaue Oblate auf weissem Papier anhaltend und wenden sodann die Augen etwas seitwärts auf den weissen Grund, so sehen wir auf demselben ein deutliches gelbes Nachbild, bei Anwendung einer rothen Oblate ein grünes und so immer das complementär gefärbte. Mit grösster Sorgfalt hat FECHNER die Verschiedenheit der Erscheinungen je nach der Beschaffenheit des Grundes, auf welchem das Object angeschaut wird, und des Grundes, auf welchen wir das Nachbild projiciren, studirt. Nur folgendes Beispiel. Betrachtet man ein grünes Object auf weissem Grunde, so erscheint dessen Nachbild auf weissem Grunde roth, heller als der Grund (also negativ), auf schwarzem Grunde ebenso, nur dunkler als im ersten Falle, auf grünem Grunde weisslich, ebenfalls heller als der Grund, auf rothem Grunde roth, aber ebenfalls heller als der Grund. Hat man das Object dagegen auf schwarzem Grunde betrachtet, so drehen sich die Erscheinungen insofern um, als das Nachbild des Objectes immer dunkler als der Grund erscheint; das Nachbild erscheint demnach unter allen Verhältnissen negativ. Hat

man das Object auf farbigem Grunde betrachtet, so erscheint im Nachbild sowohl das Object, als der Grund in der Complementärfarbe, ein rothes Object auf grünem Grunde giebt z. B. im Nachbild auf weissem Grunde das Object grün, den Grund roth. Die Erscheinung eines negativen, complementär gefärbten Nachbildes bei geöffnetem Auge auf weissem Grunde ist erst von Bruecke in das richtige Licht gesetzt worden, indem derselbe gezeigt hat, wie sich die positiven und negativen Nachbilder, welche im geschlossenen Auge entstehen, bei Oeffnung des Auges, also bei Zutritt von gemischtem Licht verändern. Ist nach Anschauung eines farbigen Objectes im geschlossenen Auge das negative complementär gefärbte Bild eingetreten, und man öffnet das Auge, so wird das Nachbild deutlicher negativ, d. h. die vorher hellen Parthien werden noch heller. Oeffnet man dagegen das Auge, wenn das positive Nachbild besteht, so verwandelt sich dasselbe in ein negatives, welches zu dem positiven im geschlossenen Auge complementär gefärbt ist. Bei farbigen Objecten ist letztere Farbe des negativ gewordenen Nachbildes selbstverständlich auch complementär zu der des Objectes, da ja das positive Nachbild im geschlossenen Auge, wie wir gesehen haben, identisch mit dem Object gefärbt ist. Die Erscheinungen bei weissen Objecten beweisen indessen, dass die Farbe, welche das positive Bild bei seiner durch Projection auf weissem Grunde bedingten Metamorphose in ein negatives annimmt, lediglich von der Farbe des positiven Nachbildes, nicht des Objectes abhängt. Hat man direct in die Sonne gesehen, und öffnet das Auge, wenn das positive Nachbild in der blauen Phase des Farbenabklingens sich befindet, so erscheint auf dem weissen Grunde ein gelbes negatives Bild, öffnet man es während der grünen Phase, so ist das negative Bild roth. Diese Thatsache ist von äusserster Wichtigkeit, namentlich weil sie, wie Bruecke gezeigt hat, mit keiner der beiden sich gegenüberstehenden Theorien der Nachbilder, weder mit der Plateau'schen, noch mit der Fechner'schen, von denen sogleich die Rede sein wird, in Einklang zu bringen ist.[8]

Fragen wir nun, auf welche Weise die beschriebenen Phänomene zu erklären sind, so fällt uns die Antwort in Betreff der einfachen Nachdauer des primären Eindruckes nicht schwer, für den wunderbaren Wechsel positiver und negativer, identisch gefärbter und complementärer Nachbilder jedoch besitzen wir noch keine haltbare, Alles erklärende Theorie. Lange Zeit haben sich, wie erwähnt, zwei Ansichten gegenüber gestanden, und sind von ihren Vertretern, Plateau und Fechner, mit vielem Scharfsinn vertheidigt und bestritten worden. Die Ansicht von Plateau ist kurz folgende: Die gesammte Reihe der Nachbildererscheinungen ist der Ausdruck des Ueberganges der Netzhaut aus dem vom directen Eindruck hervorgerufenen Erregungszustand in den Zustand der Ruhe; während dieser Periode findet nicht eine stätige Abnahme des Erregungszustandes statt, sondern die Netzhaut nimmt einen „oscillatorischen" Zustand an, indem zwei entgegengesetzte Phasen in kleinen Zeiträumen mit einander abwechseln, welche Plateau in ganz anderem Sinne als Bruecke als die

positive und negative Phase bezeichnet. Ein Nachbild von derselben Farbe als das Object bildet nach ihm die positive, ein Nachbild von der (zufälligen) Complementärfarbe die negative Phase; die letztere beruht nach ihm auf einem entgegengesetzten Zustande, welchen die Netzhaut nach dem Aufhören des unmittelbaren Eindruckes oder der positiven Phase freiwillig annimmt. Diesen Gegensatz glaubt Plateau dadurch zu beweisen, dass die zufälligen complementären Eindrücke die entsprechenden directen zerstören, d. h. dass das grüne Nachbild eines rothen Objectes, auf rothem Grunde betrachtet, als schwärzlicher Fleck erscheine, indem das zufällige Grün das directe Roth zerstöre, zweitens dadurch, dass, wo zwei wirkliche Farben bei ihrer Verbindung Weiss geben, die zufälligen Farben Schwarz hervorbringen. Lege man nämlich auf schwarzen Grund ein Rechteck mit einer rothen und einer grünen Hälfte, und betrachte abwechselnd die eine und die andere, so erscheine im geschlossenen Auge ein schwarzes Nachbild, indem die sich deckenden zufälligen Farben Grün und Roth des Nachbildes sich zu Schwarz combinirten. Die vermeintlichen Oscillationen der Netzhaut zwischen positiver und negativer Phase, also die oben beschriebene Abwechslung zwischen identisch und complementär gefärbten Nachbildern, stellt Plateau durch eine auf die Zeit als Abscissenachse bezogene Curve dar, deren positive und negative Ordinaten den Intensitäten des Eindruckes in jedem Moment entsprechen. Das erste positive Stück der Curve bis zu dem Punkte, wo sie die Abscisse schneidet, also das erste negative Bild eintritt, macht nach Plateau das aus, was man Dauer des Gesichtseindruckes genannt hat; jedenfalls müsste aber in diesem Abschnitt das von Plateau offenbar übersehene positive complementäre Bild in Bruecke's Sinne enthalten sein. Ganz verfehlt ist Plateau's Versuch, die Irradiation als eine den Nachbildern vollkommen analoge Erscheinung, d. h. als eine oscillatorische Ausbreitung der Netzhauterregung im Raume mit entsprechend positiven und negativen Phasen darzustellen. Das Wesen der Fechner'schen Theorie ist folgendes. Die complementär gefärbten Nachbilder sind die Folge einer Ermüdung des Auges, d. h. einer Abstumpfung der Retina für die objectiv angeschaute Farbe. Hat man ein rothes Object anhaltend betrachtet, so ist die Retina für rothes Licht ermüdet, empfindet daher, wenn sie darauf von weissem Licht getroffen wird, die rothen Strahlen nicht mehr, sondern nur die dazu complementären, also die grünen, für welche sie ausgeruht hat, daher vollkommen reactionskräftig ist; es zersetzt sich gewissermaassen das objective weisse Licht in einen empfundenen und nicht empfundenen Theil, letzterer entspricht der Farbe, für welche das Auge ermüdet ist, ersterer bildet das Complement dazu, welches im Sinne der alten Farbenlehre mit dem letzteren Weiss giebt. Den ersten nächstliegenden Einwand gegen diese Erklärung, dass man die complementären Nachbilder auch auf schwarzem Grunde, ja selbst bei gänzlich gegen objectives Licht verschlossenem Auge wahrnimmt, sucht Fechner auf folgende Weise zu entkräften. Was die Bilder auf schwarzem Grunde betrifft, so giebt es kein absolutes Schwarz, es gelangt

auch von schwarzen Flächen reflectirtes Licht in's Auge, welches daher in derselben Weise zerlegt werden kann. Was dagegen die Nachbilder im geschlossenen Auge betrifft, so sucht FECHNER das Vorhandensein und die Zerlegung einer inneren subjectiven Lichtempfindung wahrscheinlich zu machen. Das Sehfeld im geschlossenen Auge sei nie absolut dunkel, sondern von einem feinen formlosen Lichtstaub oder Lichtdunst durchzogen, welcher dadurch entstehe, dass die Energie der Netzhaut, welche gegen das objective Licht reagire, vom Inneren aus beständig zu derselben Reaction angeregt werde. Also auch die vom äusseren Licht abgeschlossene, durch eine objective Farbe ermüdete Retina äussert die Farbenreaction, hinsichtlich deren sie ausgeruht hat, indem hier das Ursächliche, was sie zur Farbenempfindung anregt, im Auge selbst liegt. FECHNER bringt hiermit in Uebereinstimmung das Factum, dass das complementäre Nachbild eines auf schwarzem Grunde betrachteten Objectes im geschlossenen Auge dunkler als der Grund (also negativ in BRUECKE's Wortbedeutung) erscheine, indem die dem schwarzen Grunde entsprechenden Netzhautparthien, als durch keine Farbe ermüdet, für die innere Lichtentwickelung empfänglicher seien, als die vom farbigen Licht ermüdeten dem Object entsprechenden Parthien. Freilich ist hiergegen sogleich zu bemerken, dass FECHNER unbekannt war mit BRUECKE's erstem positiven, complementär gefärbten Nachbild im geschlossenen Auge, welches mit dieser Erklärung in directem Widerspruch steht. In gleicher Weise hat FECHNER alle anderen gegen seine Theorie erhobenen Einwände zu entkräften, und die von PLATEAU u. A. für die entgegenstehende Theorie beigebrachten Gründe zu widerlegen gesucht. So hat man gegen FECHNER die Thatsache eingewendet, dass das Nachbild eines rothen Objectes auch auf gelbem Grunde grünlich erscheint, obwohl von letzterem Grund kein grünes Licht in's Auge gelange. FECHNER läugnet letzteres, indem er bemerkt, dass alle Farben noch weisses Licht beigemengt enthalten, und nimmt ausserdem auch hier das innere Licht zu Hülfe. Das schwarze Nachbild nach wechselnder Betrachtung einer grünen und einer rothen Hälfte erklärt FECHNER als das Nachbild des weissen Bildes, welches Grün und Roth zusammen als Complementärfarben geben, also aus einer Ermüdung des Auges für weisses Licht. Das Abklingen der Farben im Nachbild der Sonne oder eines von ihr beleuchteten weissen Objectes bringt FECHNER in Zusammenhang mit dem besprochenen Abklingen, welches schon während der Beobachtung des weissen Objectes eintritt, und welches sich nach ihm aus dem zeitlichen Auseinanderfallen gleicher Ermüdungsgrade für die verschiedenen Farben, welche zu Weiss gemischt sind, erklärt. BRUECKE betrachtet das Abklingen der Farben als ein zeitliches Auseinanderfallen der positiven Nachbilder der einzelnen das weisse Licht zusammensetzenden Farben.

Nach dem jetzigen Standpunkte kann keine dieser beiden Theorien mehr zur Erklärung aller der in Rede stehenden Erscheinungen verwendet werden; einerseits hat BRUECKE gezeigt, dass verschiedene Arten der Nachbilder theils zu Gunsten der einen, theils zu Gunsten der an-

deren sprechen, gewisse Erscheinungen dagegen mit keiner von beiden in Einklang zu bringen sind; andererseits ist durch HELMHOLTZ's neue Lehre von den Complementärfarben der FECHNER'schen Theorie insbesondere eine der gewichtigsten Stützen entzogen worden. Es ist klar, dass die von BRUECKE als positive bezeichneten Bilder mit der FECHNER'schen Theorie nicht erklärt werden können, während umgedreht die negativen mit PLATEAU's Erklärungsprincip unvereinbar sind, dass nur bei den negativen Bildern eine Abstumpfung der Retina angenommen werden kann, während die positiven offenbar nicht durch eine Ermüdung der Retina, sondern im Gegentheil durch eine gesteigerte Erregbarkeit erklärbar sind. Dass die Complementärfarbe auch an positiven Bildern erscheint, ist von FECHNER gänzlich übersehen worden. Unvereinbar mit beiden Theorien ist, wie schon erwähnt, die Thatsache, dass die beim Abklingen der Farben nach intensiven weissen Lichteindrücken im geschlossenen Auge erscheinenden positiven farbigen Nachbilder, auf einen weissen Grund projicirt, negativ werden, und die complementäre Farbe annehmen. Die Retina ist in diesem Falle offenbar objectiv unempfindlich gegen die Farbe, welche das subjective Nachbild hat, während nach FECHNER die Farbe, für welche das Auge objectiv unempfindlich ist, auch im subjectiven Lichte schwinden müsste, und nach PLATEAU das Auge die subjective Farbe im geschlossenen Auge auch in das objectiv erleuchtete Sehfeld übertragen müsste. Dass ausserdem FECHNER's Annahme der Zerlegung eines *inneren* Lichtes zur Erklärung der complementären Nachbilder im geschlossenen Auge eine sehr gewagte Hypothese ist, scheint mir unzweifelhaft. Im normalen Auge und so auch in dem meinigen ist diese subjective Lichtempfindung eine unverhältnissmässig schwache. Dass die positiven brillanten Blendungsbilder, wie sie nach Anschauen der Sonne oder weisser Objecte im Sonnenlicht im geschlossenen Auge sich zeigen, in keiner Weise auf eine Zerlegung dieses schwachen inneren Lichtes zurückgeführt werden können, bedarf keiner näheren Beweisführung.

Auf eine exacte physiologische Erklärung aller in diesem Paragraph beschriebenen Erscheinungen werden wir so lange verzichten müssen, bis wir zur Erkenntniss des Wesens des Nervenerregungszustandes überhaupt und der Reaction des Sehnerven gegen das Licht insbesondere gelangt sein werden. Erst wenn wir die Wirkungen des Lichtes kennen, dürfen wir hoffen, das Wesen seiner Nachwirkungen zu erforschen.

[1] Die wichtigsten Abhandlungen über die Nachbilder sind folgende: PLATEAU, *Annales de chim. et de phys.* Tom. LVIII. pag. 337; POGGENDORF's *Ann.* Bd. XXXII. pag. 543; Bd. XXXVIII. pag. 626; FECHNER ebendas. Bd. XLIV. pag. 513; Bd. L. pag. 193; BRUECKE ebendas. Bd. LXXXIV. pag. 418. Vergl. auch PURKINJE, *neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subject. Hinsicht*, Berlin 1845. — [2] Merkwürdiger Weise behauptet VALENTIN, *Grundriss der Phys.* 4. Aufl. pag. 639, dass Blau und Gelb auf die beiden Hälften des Farbenkreisels aufgetragen, bei schneller Umdrehung Grün, nicht Grauweiss gäben. Bei richtiger Wahl der Pigmente erhält man ein entschiedenes reines Grauweiss. — [3] A. ECKER hat auf solche Wunderscheiben die verschiedenen Phasen der Bewegungen eines Flimmerhaares aufgetragen; diese Scheiben, welche die Flimmerbewegungen am augenscheinlichsten erläutern, sind käuflich zu haben bei L. Voss. Eine weitere lehrreiche Anwendung dürfte auf die verschiedenen Ortsbewegungen, Gang, Eillauf, Sprunglauf des Menschen zu machen sein, indem man die von Gebrüder

W. und Ed. Weber so exact bestimmten und genau gezeichneten verschiedenen Momente jeder dieser Bewegungen auf solche Wunderscheiben aufzeichnete (s. W. und Ed. Weber, *Mechan. der menschl. Gehwerkz.*, Göttingen 1836). — [4] Die Thatsache, dass auch ein Lichteindruck von momentaner Dauer zur Erzeugung von Empfindung und Nachempfindung hinreicht, ist wohl vereinbar mit der ebenso leicht zu erweisenden Thatsache, dass, bevor ein solcher Eindruck eine bewusste Empfindung erzeugt, stets eine gewisse Zeit vergeht. Bewiesen wird dies dadurch, dass ein schwarzer Fleck auf einer rasch gedrehten weissen Scheibe ebenso als schwarzer Kreis erscheint, als ein weisser Fleck auf schwarzer Scheibe als weisser Kreis, wenn eben die Umdrehungsgeschwindigkeit so gross ist, dass der Eindruck der weissen Parthien hinter dem dunklen Fleck nicht Zeit genug hat, die bewusste Empfindung zu erzeugen, bevor der schwarze Fleck auf derselben Netzhautstelle wieder den Zustand der Ruhe hervorbringt. Fechner a. a. O. Bd. L. pag. 202. — [5] Fechner selbst erwähnt eine ganz analoge gewiss nicht als Nachempfindung zu deutende Halucination des Hörnerven, indem er angiebt, dass er mehrere Stunden lang den Schlag des Zählers, welcher bei den Magnetometerbeobachtungen angewendet wurde, nach Beendigung der Beobachtungen fortzuhören glaubte (ebendas. pag. 195). — [6] Fechner (ebendas. pag. 212) hat in Betreff der zeitlichen Verhältnisse der Nachbilder und insbesondere der Phasen des Abklingens der Farben Folgendes ermittelt: Je intensiver der primäre Eindruck, desto länger und reiner beharrt er im Auge, desto später stellt sich bei farbigen Objecten der complementäre Eindruck rein heraus, desto später tritt bei weissen Objecten jede Farbenphase ein, desto langsamer verläuft jede derselben. So betrug z. B. die Zeit, welche nach dem Anschauen eines weissen Objectes auf schwarzem Grunde bis zum Eintritt einer bestimmten Phase verging, wenn das Object durch diffuses Tageslicht beleuchtet war, ohngefähr 8 Secunden, wenn es dagegen durch directes Sonnenlicht geschah, 52 Sec. Ferner tritt der complementäre Eindruck oder eine bestimmte Phase des Nachbildes um so schneller hervor, und steigert sich um so rascher zum Maximum, je heller der Grund, auf welchem das Object betrachtet wurde. Je länger man ein Object angeschaut hat, desto intensiver ist das Nachbild, desto längere Zeit vergeht bis zum völligen Verschwinden; allein sobald die Beobachtungsdauer nur ein gewisses Minimum überschritten hat, hat die grössere oder kürzere längere Dauer keinen Einfluss mehr auf den Gang des Phänomens und die Dauer der einzelnen Phasen. Eine wichtige Differenz zwischen den Angaben von Fechner und Bruecke in Betreff des Farbenabklingens ist folgende. Nach Fechner wird das Nachbild mit der vierten Phase negativ, also dunkler als der Grund und bleibt es auch in der fünften Phase. Nach Bruecke dagegen kommt das Abklingen der Farbe nur an positiven Bildern vor, das negative Bild ist schwarz ohne jede Farbenerscheinung. — [7] Ueber die Erklärung, welche Fechner von diesem Phänomen nach seiner Ermüdungstheorie giebt, s. a. a. O. pag. 207 und die graphische Darstellung ebendas. *Taf.* I, *Fig.* 2. — [8] Die Umwandlung der positiven farbigen Blendungsbilder nach intensiven weissen Eindrücken in negative beim Oeffnen der Augen hat schon Fechner richtig beobachtet, ohne dass jedoch immer der Uebergang in die Complementärfarbe bei dieser Umwandlung von ihm, wie von Bruecke, gesehen worden ist. Es traten auch bei Fechner's Versuchen beim Oeffnen der Augen Aenderungen in der Farbe des Nachbildes ein, allein nicht immer complementäre; so verwandelte sich allerdings das grüne Bild der dritten Phase beim Oeffnen der Augen in ein blutrothes, was Fechner als ein Vorspringen in die folgende Phase deutet; dagegen wurde das blaue Bild der letzten Phase im geschlossenen Auge beim Oeffnen blaugrün. Die Versuche sind indessen nicht mit Nachbildern des directen Sonnenlichtes angestellt; nach dem Sehen in die Sonne sah auch Fechner, wenn die späteren Phasen des Nachbildes eingetreten waren, zuweilen beim Oeffnen der Augen ein intensiv gelbes Bild, was zu Bruecke's Beobachtungen zu stimmen scheint, da Fechner als letzte Phase ein rein blaues Nachbild angiebt.

§. 243.

Die Intensität der Lichtempfindungen. Wie alle übrigen Sinnesnerven ist auch der Sehnerv eines umfänglichen Intensitätswechsels seines Erregungszustandes fähig; die zu den verschiedenen Erregungsgraden gehörigen Empfindungen fasst die Seele als Helligkeits-

verschiedenheiten der Objecte auf, von welchen die erregenden Aetherwellen ausgingen. Das Unterscheidungsvermögen für verschiedene Helligkeitsgrade einer bestimmten Farbe ist ein ziemlich feines, und kann durch Uebung beträchtlich verfeinert werden; am sichersten unterscheiden wir noch kleine Helligkeitsdifferenzen, wenn die Objecte, von welchen die verschiedenen Lichtmengen ausgehen, nebeneinander liegen, und wir die Augen abwechselnd auf das eine und das andere richten, so dass also die Eindrücke beider nacheinander auf dieselben Netzhautstellen fallen. Wir haben hier demnach das analoge Verfahren von dem, welches wir bei der Prüfung verschiedener Druckgrade durch den Tastsinn als das sicherste kennen gelernt haben. Weniger sicher und genau unterscheiden wir geringe Helligkeitsdifferenzen zweier gleichzeitig nebeneinander befindlicher, auf verschiedene Netzhautstellen fallender Bilder, schon darum nicht, weil gleiche Lichtmengen in gleicher Ausbreitung auf verschiedenen Netzhautstellen Empfindungen von etwas verschiedener Intensität erzeugen. Dieselbe Lichtflamme erscheint uns heller, wenn wir sie fixiren, so dass also ihr Bild in den Endpunkt der Sehachse fällt, als wenn wir ihr Bild auf seitliche Retinaparthien auffallen lassen; blendende Lichteindrücke werden länger von seitlichen Netzhauttheilen vertragen, als von den am Ende der Sehachse gelegenen. Es hängt diese Verschiedenheit der Netzhautregionen in Bezug auf die Empfindlichkeit auf das Genaueste mit der Thatsache zusammen, dass ein Licht von bestimmter Intensität einen intensiveren Eindruck macht, wenn es die Retina in grösserer Ausbreitung trifft, als wenn es nur auf eine beschränkte Stelle wirkt, dass also eine grössere Zahl der getroffenen Nervenenden eine intensivere Empfindung bedingt, als eine kleine Zahl, in den gleichstarken Erregungszustand versetzt. Wir werden im Folgenden beweisen, dass die relative Anzahl Nervenenden, oder der an ihnen vorhandenen Aufnahmeapparate für Lichtwellen, auf gegebenem Raume in den seitlichen Retinaparthien geringer als in den centralen ist, und so erklärt sich leicht die geringere Empfindlichkeit der ersteren gegen gleich intensive und gleich ausgebreitete Lichteindrücke.

Ebensowenig als wir eine Druck- und eine Temperaturempfindung in Bezug auf ihre Intensität genau untereinander zu vergleichen vermögen, können wir die Helligkeit zweier verschiedener Farben, also die Intensitäten zweier Empfindungen von verschiedener Qualität genau vergleichen.

Was die objectiven Ursachen der verschiedenen Empfindungsintensitäten betrifft, so ist im Allgemeinen völlig klar, dass die Stärke der Lichtempfindung von der Excursionsweite der schwingenden Theilchen des Lichtäthers abhängt, dass also hier ein ganz analoges Verhältniss, wie zwischen Schallwelle und Intensität der Schallempfindung stattfindet. Allein wir sind hier noch weit weniger, als bei dem Hörnerven und den Tastnerven im Stande, dem Abhängigkeitsverhältniss zwischen der Intensität des objectiven Reizes und der subjectiven Empfindung einen mathematischen Ausdruck zu geben. Einmal fehlt es uns hier, wie bei allen Empfindungen, an einem Maassstab, nach welchem wir die Stärke der

Empfindung selbst messen könnten; wir beurtheilen wohl in ziemlich weiten Gränzen richtig, ob eine Empfindung stärker oder schwächer als eine andere ist, allein wir können nie einen Gesichtseindruck als halb oder doppelt so stark, wie einen anderen bezeichnen. Zweitens fehlt es uns aber hier sogar an einem Maassstab für die Intensität des objectiven Reizes; wir konnten die Stärke der einwirkenden Druckgrade beim Tastsinn messen, können aber die Excursionsweiten der schwingenden Aethermolekeln nicht bestimmen. Könnten wir dies auch, so dürften wir selbstverständlich die Werthe des objectiven Reizes nicht ohne Weiteres den zugehörigen Empfindungen zusprechen, da wir nicht den geringsten Beweis haben, dass eine Aetherwelle von doppelt so grosser Excursion der einzelnen Molekeln auch einen doppelt so intensiven Erregungszustand des Nerven hervorbringe. Ebensowenig wissen wir, wie sich der Einfluss der verschiedenen Wellenlänge, von welcher zunächst die Empfindungsqualität abhängt, gestalte; d. h. ob eine gleiche Excursionsgrösse der Aetherschwingungen bei kürzeren Wellen einen weniger intensiven Bewegungsvorgang im Nerven hervorbringt, als bei grösserer Wellenlänge, d. h. ob die rothe, gelbe oder blaue Farbe bei gleicher Lichtintensität eine intensivere Empfindung bedingt; es lassen sich, wie schon erwähnt, Empfindungen verschiedener Farben nicht sicher auf ihre Intensität vergleichen. Plateau schloss aus gewissen Beobachtungen, dass in dieser Beziehung die Farben eine Reihe bilden, in welcher Gelb den ersten, Violett den letzten Platz einnimmt. Zu Gunsten dieser Annahme scheinen die Erscheinungen der Irradiation farbiger Objecte auf farbigem Grunde zu sprechen. Die neuen Beobachtungen von Helmholtz über das Verhältniss der Helligkeitsgrade complementärer Lichtmengen verschiedener Farben können vielleicht zu richtigerer Beurtheilung führen (s. pag. 814).

Soviel ist noch mit Bestimmtheit zu sagen, dass die Zunahme der Empfindungsstärke mit der Lichtintensität nur bis zu einer gewissen Gränze geht. Ebenso wie es ein Maximum der Druckempfindung giebt, welches durch weitere Steigerung nicht überschritten werden kann, giebt es ein Maximum der Lichtempfindung; wie dort weitere Steigerung des Druckes Schmerz, also eine andere Gefühlsqualität hervorbringt, entsteht im Auge bei übermässiger Lichtintensität das, was wir als **Blendung** bezeichnen. Wahrscheinlich sinkt aber auch die Empfindungsintensität nicht bis in's Unendliche mit der Abnahme der Excursionsweite der Aethertheilchen; es giebt wahrscheinlich ein Minimum der letzteren, welches nicht überschritten werden kann, ohne dass die Empfindung gänzlich aufhört.

VON DEN GESICHTSWAHRNEHMUNGEN.

§. 244.

Allgemeines. Die Lichtempfindung mit ihren verschiedenen Farbenqualitäten verhält sich zu den wirklichen Leistungen unseres

Gesichtssinnes, wie die todten Zeichen einer Sprache zur lebendigen Sprache selbst. Licht- und Farbenempfindungen sind die Zeichen der Sprache, in welcher die Aussenwelt durch die Sehnervenfasern zur Seele spricht, aber sie selbst an sich bilden noch keine Sprache. Träten dieselben nackt vor unser Bewusstsein, so würden wir nicht einmal sie auf Qualitäten äusserer Objecte zu beziehen vermögen, geschweige dass sie uns Aufschlüsse über die räumlichen Verhältnisse der Aussendinge verschafften, sie würden uns eben nur als Zustände unseres Bewusstseins erscheinen. Sinn und Bedeutung erhalten sie erst durch die Vorstellungen, welche sich mit ihnen verknüpfen, und es soll im Folgenden unsere Aufgabe sein, nicht allein die Natur dieser Vorstellungen, sondern auch die Art ihrer Entstehung, die Bedingungen ihrer Verknüpfung mit dem Inhalt der einfachen Empfindung zu analysiren, mit einem Worte, zu erörtern, wie das Sehen aus den Empfindungen des Lichtes und der Farben entsteht.

Das Auge verhält sich dem Tastorgan vollkommen analog; denselben zwei Bedingungen, welche dem Tastorgan das Objectiviren seiner Druck- und Temperaturempfindungen, und die räumliche Wahrnehmung möglich machten, begegnen wir auch beim Auge; es ist der Ortssinn und die Beweglichkeit des Auges durch Muskeln, welche uns Richtung und Grösse der Bewegungen aus den bei ihrer Contraction entstehenden Empfindungen, Muskelgefühlen, erkennen lassen. Die Retina besitzt einen sehr vollkommenen Ortssinn, d. h. die durch discrete Lichteindrücke auf verschiedenen Stellen ihrer Fläche erzeugten Empfindungen verknüpfen sich mit sehr genauen Vorstellungen von den räumlichen Verhältnissen dieser Eindrücke, ihrer gegenseitigen Lage und Entfernung, oder richtiger, da wir die Empfindungen unmittelbar objectiviren, also nicht auf die getroffenen Theile der Netzhaut, nicht auf das Netzhautbild, sondern auf die äusseren Objecte, von denen der Lichtreiz ausging, von welchen ein Bild auf der Retina entworfen wird, beziehen, mit Vorstellungen von den räumlichen Verhältnissen der empfindungserregenden leuchtenden Objecte. Wie gross die Feinheit dieses Ortssinnes, d. h. in welchem geringen Abstand von einander zwei gleichzeitige Eindrücke die Netzhaut treffen können, ohne zu einer einfachen Empfindung zu verschmelzen, wie sich diese Feinheit an verschiedenen Abschnitten der Retina verhält, werden wir unten genauer erörtern. Es leuchtet von selbst ein, dass nur durch den Ortssinn der Retina der dioptrische Apparat des Auges Bedeutung erhält; ohne dieses Vermögen wäre die wunderbare Combination brechender Flächen und der Accommodationsmechanismus unnütz, denn das scharfe Bild der leuchtenden Objecte könnte nicht als solches wahrgenommen werden. Nur durch den Ortssinn wird es möglich, dass die räumlichen Verhältnisse des Netzhautbildes eines Objectes auf eben demselben Wege durch Combination von Empfindung und Vorstellung auf die Seele wirken, als beim Tastsinn die räumlichen Verhältnisse des Objectes unmittelbar. Die Erklärung dieses Ortssinnes ist im Allgemeinen dieselbe, wie wir sie beim Tastsinn versucht haben, so dass wir hier nur kurz zu recapitu-

liren brauchen. Wie die äussere Haut müssen wir uns auch die Netzhaut als eine Mosaik regelmässig nebeneinander geordneter discreter sensibler Punkte, d. h. solcher Theile denken, von denen jeder bei der Einwirkung der Lichtwellen für sich eine isolirte Einzelempfindung erzeugt, welche von der Seele als verschieden von der jedes anderen sensiblen Punktes erkannt wird und zur Vorstellung eines bestimmten Punktes im Raume führt. Das Vorstellungsvermögen von Raum ist der Seele angeboren; so wie sie sich nun mit Hülfe dieses Vermögens und des Systems der Localzeichen, welche die Tastempfindungen begleiten, ein Raumbild der gesammten Körperoberfläche schafft, in welches sie später jede Tastempfindung dem gereizten Ort entsprechend einträgt, ebenso lernt sie, jeden durch eine Localfärbung ausgezeichneten Netzhauteindruck mit einer Raumvorstellung verknüpfen, und gewinnt allmälig ein der Netzhautmosaik entsprechendes Raumbild, in welchem jeder discrete sensible Punkt der Retina in seiner wirklichen relativen Lage zu seinen nächsten und entfernten Nachbarn repräsentirt ist. Wird daher eine Anzahl derselben von Lichteindrücken getroffen, so knüpfen sich so schnell und unbewusst an die Einzelempfindungen, die von jeder derselben erzeugt werden, die betreffenden räumlichen Vorstellungen, dass das Netzhautbild mit seinen räumlichen Verhältnissen scheinbar fertig unmittelbar mit der Empfindung selbst vor die Seele tritt. Wir glauben direct zu sehen, ob jene Eindrücke in gerader Linie oder im Kreise, unmittelbar aneinander gränzend, oder in gewisser Entfernung von einander im Raume sich befinden; kein Mensch ist im Stande, durch Analyse seiner Gesichtswahrnehmungen zu erkennen, dass zunächst nur die reine Empfindung mit ihrer Qualität als subjective Veränderung zum Bewusstsein kommt, dass wir zunächst nur unterscheiden, ob eine Empfindung einfach oder mehrfach ist, dass Empfindung und die objectivirte räumliche Vorstellung zeitlich auseinanderfallen, dass letztere aus ersterer und anderen gleichzeitigen Empfindungen, wie den Muskelgefühlen, erst abgeleitet, zusammengesetzt wird. Keiner kann sich der Studien erinnern, welche seine Seele in der Zeit der Kindheit hat machen müssen, um ihre subjectiven Empfindungen in dieser Weise verstehen und deuten zu lernen. Es stellt sich bei näherer Betrachtung sogleich auch ein wesentlicher Unterschied zwischen Tast- und Gesichtssinn heraus. Während wir bei ersterem unser Tastorgan selbst wahrnehmen, unsere Eindrücke auf bestimmte Orte der Haut beziehen lernen, und selbst bei den objectivirten Tastempfindungen uns des gedrückten oder erwärmten Zustandes unserer Haut als Ursache der Empfindung bewusst werden, kommen wir niemals zur Wahrnehmung der sensibeln Fläche unseres Auges, sind nicht im Stande, irgend welche Empfindung auf einen Zustand der Netzhaut zu beziehen, kommen nie zu der Wahrnehmung der Existenz eines Netzhautbildes als nächster Ursache der Empfindung. Alle Empfindungen objectiviren wir unmittelbar, verlegen sie gänzlich ausser uns in den äusseren Raum. Wir kommen wohl durch die Thatsache, dass Verschluss des Auges das Sehen aufhebt, zu dem Schluss, dass das Auge das Organ ist,

durch welches wir sehen, aber es dünkt uns das Auge gewissermaassen nur eine Oeffnung zu sein, durch welche hindurch eine innere Sehkraft in die Aussenwelt eindringt, der Blick zu den Objecten getragen wird. Ja selbst, so wunderbar es klingt, nicht allein die entoptischen Erscheinungen bei geöffnetem Auge, sondern auch die Visionen im geschlossenen Auge, die Bilder im dunkeln Sehfeld, die Nachbilder, von denen wir gesprochen, verlegen wir in den Raum ausser uns, und gehen in dieser Selbsttäuschung so weit, dass wir z. B. an das subjective Nachbild einer Lichtflamme im geschlossenen Auge unwillkührlich ein Urtheil über ihre Entfernung vom Auge knüpfen.

Die Netzhaut ist eine Fläche, das Netzhautbild ein flächenhaftes, unsere räumliche Wahrnehmung daher zunächst auch nur eine flächenhafte, die Wahrnehmung der Dimension der Tiefe lässt sich aus dem Ortssinn der Retina nicht erklären. Und doch wird jede solche flächenhafte Wahrnehmung ebenso unmittelbar und unbewusst in eine körperliche in der Vorstellung umgewandelt, dass wir gar nicht zum Bewusstsein kommen, dass die Gegenstände nicht auch durch ihre relative Entfernung vom Auge direct auf unser Sensorium einwirken. Blicken wir in eine Landschaft hinaus, so wird der dicht vor uns befindliche Baum ein unverhältnissmässig grösseres Netzhautbild entwerfen, als der entfernte Kirchthurm, und doch urtheilen wir immer beim ersten Anblick richtig, dass der Baum kleiner als der Thurm, und bilden ebenso rasch eine Vorstellung von der relativen Grösse als von der Entfernung beider von uns. Auch in dieser Beziehung verhält sich das Auge etwas anders als das Tastorgan. Die Tragweite des ersteren ist unendlich grösser, es verschafft uns Kenntniss von der Grösse und Form nicht nur der nächstliegenden, sondern auch der fernsten Objecte. Der Tastsinn kann seine Prüfungen nur auf erstere ausdehnen. Das Urtheil über relative Grösse verschiedener Objecte wird vom Tastsinn auf einfacherem Wege gebildet, als vom Gesichtssinn. Der Tastsinn beurtheilt und vergleicht die Grösse zweier Gegenstände lediglich nach dem unmittelbaren Eindruck, sei es mit Hülfe des Muskelgefühls, sei es nur nach der bewusst werdenden Zahl der getroffenen Nervenenden; das Urtheil fällt richtig aus, sobald dieselbe Tastfläche beide Gegenstände geprüft hat. Wollten wir mit dem Auge die relative Grösse ebenso nach der relativen Grösse des Netzhautbildes (und den Muskelgefühlen) beurtheilen, so würden wir jedesmal irren, sobald die verglichenen Objecte in verschiedener Entfernung vom Auge sich befinden. Bei der Bildung des Urtheils aus den Netzhauteindrücken bringen wir daher die Entfernung des Objectes mit in Rechnung; auf welche Weise wir zur Wahrnehmung der Entfernung kommen, soll unten erörtert werden. Wir werden dabei die wichtige Mithülfe der Anstrengungsgefühle der Augenmuskeln kennen lernen, welche bei den Leistungen des Gesichtssinnes keine minder wichtige Rolle spielen, als bei den Leistungen des Tastsinnes.

§. 245.

Vom blinden Fleck. Mit Ausnahme einer ganz bestimmten umschriebenen Stelle existirt kein unempfindlicher Punkt auf der ganzen Retina, ebensowenig als wir auf der Haut einen unempfindlichen Punkt selbst an den Stellen, die spärlich mit Nervenfasern versorgt sind, nachweisen können. So geneigt uns die tägliche Erfahrung, die Wahrnehmung der Bilder ohne Lücken, zu der Annahme macht, dass die sensibeln Punkte der Netzhaut, wie die Steinchen einer Mosaik, ohne merkliche Lücken einer an den andern gränzend, zu einer continuirlichen Empfindungsfläche verbunden sind, so überraschend erscheint dem Laien die Angabe, dass im Auge ein blinder Fleck von nicht geringer Ausdehnung vorhanden sei, auf welchen das Licht keinen Eindruck macht, so dass der auf ihn fallende Theil jedes Netzhautbildes nicht empfunden wird. Die Thatsache, dass bei Betrachtung einer das ganze Sehfeld einnehmenden weissen Fläche mit einem Auge trotz der grössten Aufmerksamkeit keine Unterbrechung, keine dunkle Lücke wahrzunehmen ist, welche, wie man erwarten sollte, der Netzhautstelle entspricht, auf welcher das weisse Licht keine Empfindung hervorruft, scheint auf den ersten Blick die Existenz einer blinden Stelle zu widerlegen. Und doch ist durch einen einfachen Versuch die Gegenwart derselben zur Evidenz zu beweisen, während aus demselben Versuch zugleich hervorgeht, dass der wesentliche Grund der Nichtwahrnehmbarkeit der blinden Stelle beim gewöhnlichen Sehen auf einer Thätigkeit unseres Vorstellungsvermögens beruht, welches den Raum des Sehfeldes, an welchem die objective Empfindung fehlt, mit Eindrücken, die wir für reelle Empfindungen halten, ausfüllt. Es ist eine schon längst bekannte Thatsache, dass der blinde, sogenannte MARIOTTE'sche Fleck der Netzhaut die Eintrittsstelle des Sehnerven ist, die Stelle, an welcher dessen Fasern senkrecht die ganze Dicke der Retina durchsetzen; Lage, Form und Grösse derselben, so wie die von ihrer Gegenwart abhängigen Gesichtserscheinungen sind in neuerer Zeit durch HANNOVER, E. H. WEBER, VOLKMANN, DONDERS, A. FICK und P. DU BOIS-REYMOND[1] durch Messungen und Experimente auf das Genaueste eruirt. Dass es uns bei den jetzigen Begriffen von den Bedingungen der Netzhauterregbarkeit durch Licht, von der Natur der empfindlichen Punkte der Retina nicht mehr schwer fällt, die Ursache der Unempfindlichkeit der bezeichneten Stelle einzusehen, ja dass uns diese Unempfindlichkeit als eine absolute Nothwendigkeit erscheinen muss, geht schon zum Theil aus den früheren Erörterungen (pag. 794) hervor.

Wir geben zunächst den einfachsten Versuch, welcher die Existenz des blinden Fleckes beweist und am anschaulichsten demonstrirt. Schliesst man das linke Auge, hält das rechte Auge senkrecht über den links vom Kreuz gelegenen runden schwarzen Fleck, und nähert das Auge, während man diesen Fleck scharf fixirt, seine Aufmerk-

samkeit aber auf das seitlich im Sehfeld erscheinende Kreuz richtet, allmälig dem Papier, so wird bei einer gewissen Annäherung (etwa 6—7 Par. Zoll) das Kreuz unsichtbar werden, während der rechts davon im Sehfeld erscheinende rechte schwarze Fleck sichtbar bleibt. Nähert man das Auge noch weiter, oder verändert man den Fixationspunkt des Auges (was sehr leicht unwillkührlich geschieht), so wird das Kreuz wieder sichtbar. Schliesst man das rechte Auge, so verschwindet dem



linken das Kreuz, wenn man mit demselben den äussersten rechten Punkt aus der gleichen Entfernung fixirt. Die Stelle, an welcher das Kreuz verschwunden, erscheint weiss, wie der Grund. Auf dieselbe Weise kann man nun auch weisse Objecte auf schwarzem Grunde zum Verschwinden bringen, wobei die leere Stelle dann schwarz wie der Grund erscheint. Selbst die helle Lichtflamme, oder gar das von einer Linse entworfene blendende Sonnenbild (A. Fick und P. du Bois) sind vollständig zum Verschwinden zu bringen; auch hier wird die Stelle schwarz, wenn das Sonnenbild auf schwarzem Grunde aufgefangen wird. Obwohl wir erst unten vom Sehen mit zwei Augen handeln werden, wird doch das Folgende verständlich sein. Haben wir den obigen Versuch mit dem rechten Auge in der angegebenen Weise angestellt, so wird das verschwundene Kreuz sogleich sichtbar, sobald wir das linke öffnen und den Punkt mit beiden fixiren. Es bleibt hierbei das Kreuz für das rechte Auge unsichtbar, wird aber von dem linken gesehen, weil hier sein Bild nicht auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt, sondern auf eine empfindende Retinaparthie. Legt man die flache Hand so an die Nase, dass sie eine undurchsichtige Scheidewand zwischen beiden Augen bildet, und fixirt nun, während man sich allmälig dem Papier nähert, mit beiden Augen das mittlere Kreuz, so kommt man an einen Abstand, wo sowohl der rechte als der linke schwarze Punkt aus dem Sehfeld schwindet, indem das Bild des linken auf die blinde Stelle des linken Auges, das des rechten Punktes auf die blinde Stelle des rechten Auges fällt, wegen der undurchsichtigen Scheidewand aber keines der Bilder auf eine empfindliche Stelle des anderen Auges fallen kann. Im Moment, wo wir die Scheidewand wegnehmen, kommen beide Punkte zum Vorschein, indem nun der linke vom rechten, der rechte vom linken Auge wahrgenommen wird (Volkmann). Bei den folgenden Versuchen und Betrachtungen ist immer nur vom Sehen mit einem Auge die Rede.

Dass die blinde Stelle jedes Auges die Eintrittsstelle des Sehnerven ist, lässt sich leicht beweisen.[2] Fixiren wir irgend einen Gegenstand, so bewegen wir das Auge so, dass das Bild des Objectes an das hintere Ende der Augenachse fällt, welches, wie wir sehen werden, in die Mitte der *macula lutea* trifft. Fixiren wir also mit dem rechten

Auge den linken Punkt der obigen Figur, so dass sein Bild auf die *macula lutea* fällt, so muss, wie sich aus dem Gesetz der Dioptrik des Auges ergiebt, das Bild des Kreuzes auf eine nach innen von der *macula lutea* gelegene Netzhautstelle fallen. Bestimmt man nun aus dem Winkel, welchen die Richtungslinie des Kreuzes mit der Augenachse, in deren Verlängerung der fixirte Punkt liegt, bildet, genau die Lage des Kreuzbildes auf der Netzhaut, so ergiebt sich, dass dasselbe bei der Entfernung, wo es unsichtbar wird, auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt. Die durch entsprechende Versuche zu ermittelnde Form und Grösse des blinden Netzhautfleckes stimmen genau mit der Form und Grösse der bezeichneten Stelle überein. Nur die äussersten Randparthien derselben, wo bereits Stäbchen und Zapfen hinter den nach aussen umbiegenden Opticusfasern liegen, sind empfindlich, die Unempfindlichkeit der mittleren Parthien erklärt sich aus den erörterten Gesetzen der Einwirkung des Lichtes auf die Retina. Die Sehnervenfaser selbst kann direct durch Lichtwellen nicht erregt werden, das Licht erregt sie nur mittelbar, durch Einwirkung auf die als ihre Endapparate zu betrachtenden Elemente der Jacob'schen Haut. Da diese Elemente fehlen, wo der Opticusstamm durch die Netzhaut senkrecht gegen ihre Fläche bis zur inneren Oberfläche tritt (Ecker, *Ic. Taf.* XIX, *Fig.* 8), kann das Licht, welches auf diese Netzhautstelle fällt, auch keine Empfindung erregen. [3]

Nach Weber nimmt die unempfindliche Stelle in unserem Sehfeld nahe 6° ein, d. h. bei Betrachtung des Himmels fällt auf dieselbe ein Theil des Himmels von nahezu 6°, so dass ein Fleck desselben nicht gesehen wird, auf dessen Durchmesser ohngefähr 11 einander berührende Vollmonde Platz haben würden. Die blinde Stelle steht nach Listing's Bestimmungen vom Ende der Augenachse mit ihrem inneren Rande 12° 37′ 5 nach der Nasenseite zu, mit dem entferntesten Punkte des äusseren Randes 18° 33′ 4 ab, ihr Durchmesser nimmt daher 5° 55′ 9 ein, sie ist also 0,6867 Par. ‴ breit, ihre Mitte 1,8‴ vom Ende der Augenachse entfernt. Hiermit stimmen mehr weniger genau die Angaben von Weber, Hannover, Griffin, Fick und du Bois. [4] Es stimmen aber auch damit die Messungen der Lage und des Durchmessers der Eintrittsstelle des Sehnerven. Weber fand den Durchmesser derselben 0,93 Par. ‴, den Abstand ihrer Mitte von der Mitte der *macula lutea* 1,69‴. Die blinde Stelle hat in den meisten Augen die Form eines senkrecht stehenden Ovals, zuweilen ist sie mehr rund, zuweilen eckig. Hannover hat eine treffliche Methode angegeben, diese Form direct für jedes Auge zu bestimmen. Man bezeichnet auf einem weissen Papier einen schwarzen Punkt, welchen man mit einem Auge fixirt, und bezeichnet dann mit einer in Dinte getauchten Feder bei unverrückter Lage des Kopfes und Auges den seitlichen Fleck des Papieres, in dessen Gränzen man die Federspitze herumführen kann, ohne dass sie sichtbar wird. Die Form der so erhaltenen Figur stimmt ebenfalls mit den an todten Augen gefundenen Formen der Eintrittsstelle des Opticus. Hannover fand dieselbe in 12 Augen rund, in 12 anderen oval, in 6 Fällen

war die Rundung oder das Oval etwas unregelmässig oder eckig.[5] Hannover giebt ferner an, dass, wenn man eine horizontale Linie durch den fixirten Punkt und die auf die beschriebene Weise erhaltene Figur legt, letztere in einen unteren viel kleineren und einen oberen viel grösseren Theil getheilt wird, der Mittelpunkt der Figur also höher als der fixirte Punkt liegt, woraus (bei der Umkehrung der Bilder im Auge) folgt, dass der Mittelpunkt der Eintrittsstelle des Opticus sich nicht in, sondern beträchtlich unterhalb der durch die Augenachse gelegten Horizontalebene befindet. Dies scheint jedoch nicht bei allen Augen der Fall zu sein, bei manchen vielmehr der Mittelpunkt oberhalb der gedachten Ebene zu liegen (Bernouilli, Weber). Nach Hannover und Volkmann ist häufig der blinde Fleck im linken Auge von etwas grösserem Horizontaldurchmesser als der des rechten Auges bei demselben Individuum.

Wenn aus dem Gesagten hervorgeht, dass unter allen Umständen in dem inneren Sehfeld, d. h. in dem der Netzhautfläche entsprechenden Raumbild, in welches wir die Empfindungen in der Vorstellung eintragen, und nach ihren Localmerkmalen einordnen, eine constante Stelle ist, in welche wir niemals eine reelle Empfindung eintragen können, weil eine solche in dem correspondirenden Netzhautfleck nie erregt werden kann, so fragt es sich nun, warum wir dennoch diese Stelle niemals leer als Lücke, oder schwarzen Fleck im objectiven Sehfeld wahrnehmen. Der Fleck, auf welchem bei obigen Versuch das Kreuz verschwindet, erscheint uns nicht leer, sondern weiss, wie das umgebende Papier, als ob die entsprechende Stelle von weissem Licht erregt würde, die Stelle, an welcher bei Betrachtung des Himmels der Mond zum Verschwinden gebracht wird, erscheint nicht als schwarze Lücke, sondern blau, wie der übrige Himmel. Plateau glaubte auch diese Ausfüllung der Sehfeldlücke als Folge der Irradiation in seinem Sinne erklären zu können. Abgesehen davon, dass Plateau's Irradiationslehre überhaupt gänzlich unhaltbar ist, passt sie vollends in keiner Weise für die in Rede stehende Erscheinung. Erstens könnte nach Plateau eine Ausstrahlung der Erregung auf benachbarte Netzhautstellen nur auf empfindliche, nicht aber auf unempfindliche Theile geschehen; zweitens könnte die Ausfüllung der Lücke durch Irradiation nur von einer durch Licht erregten Umgebung ausgehen, es könnte aber nicht beim Verschwinden eines weissen Punktes auf schwarzem Grunde Schwarz an dessen Stelle treten, wie wirklich der Fall ist, da Schwarz als Mangel der Erregung und Empfindung nicht irradiiren kann; endlich widerlegen die sogleich zu beschreibenden Thatsachen diese Erklärung auf das Schlagendste. Die Ausfüllung der Lücke ist ohnstreitig nur ein Act der Vorstellung; es ergänzt sich die leere Stelle mit einer vorgestellten Empfindung, welche wir aber, da wir uns dieser Thätigkeit der Vorstellung hier ebensowenig als bei anderen besprochenen Fällen bewusst werden, für eine reelle Empfindung halten. Die Qualität der Empfindung, mit welcher die Vorstellung die Lücke ausfüllt, hängt von der Beschaffenheit der Eindrücke ab, welche auf die den blinden Fleck umgebenden Netzhautparthien fallen, und zwar geschieht die Ausfüllung

der nicht sichtbaren Region des Sehfeldes „stets in der Weise, wie sie am einfachsten und wahrscheinlichsten ist,“ wie aus folgenden interessanten Thatsachen hervorgeht. Betrachten wir eine gleichförmig weisse Fläche, oder fällt auf den blinden Fleck das Bild jenes schwarzen Kreuzes, während ringsum die Netzhaut vom weissen Licht erregt wird, so ist es offenbar der einfachste Fall, wenn die Vorstellung die Lücke mit dem Weiss der Umgebung überzieht, es fehlt jeder Anhaltepunkt zu einer anderen Ausfüllung. Betrachtet man eine weisse Linie auf schwarzem Grunde so, dass deren unteres Ende auf die blinde Stelle fällt, so erscheint die Linie um ebenso viel verkürzt, als von ihr auf dem blinden Fleck sich abbildet. Betrachtet man dagegen eine in der Mitte unterbrochene Linie so, dass gerade die Unterbrechung mit den anliegenden Linienenden auf dem blinden Fleck sich abbildet, so sehen wir nicht etwa beide Linienhälften verkürzt, sondern die unterbrochene Linie ergänzt sich zur vollständigen Linie, indem die Vorstellung sich dadurch bestimmen lässt, dass wir gewohnt sind, die eine Hälfte der Linie als Fortsetzung der anderen zu betrachten (Volkmann). Dasselbe geschieht, wenn die unterbrochene Linie schwarz auf weissem Grunde ist, ein Beweis, dass nicht die Qualität der Empfindungen der Nachbartheile der Netzhaut die Ausfüllungsart bestimmt, da in diesem Falle die Mehrzahl der Nachbartheile von weissem Licht erregt wird, die Vorstellung aber in die Lücke eine schwarze Linie einträgt, sich also nach den wenigen nicht erregten in einer schmalen Linie liegenden Nachbartheilen der Netzhaut richtet. Von der grossen Reihe interessanter Versuche, durch welche Volkmann die Momente beleuchtet, von welchen die Art und Weise der Lückenausfüllung durch die Vorstellung abhängt, erwähnen wir nur noch einige besonders lehrreiche. Legt man ein schwarzes und ein gelbes Papierstreifchen auf weissem Grunde kreuzweise übereinander, und bringt die Kreuzungsstelle zum Verschwinden, so erscheint das Kreuz zwar vollständig, die Kreuzungsstelle aber abwechselnd gelb oder schwarz, nie aber weiss. Die Vorstellung beachtet also die Form des Kreuzes, welches sie wiederherstellt, und scheint eben dadurch auch sich bestimmen zu lassen, nur die Farben des Kreuzes, von denen sie abwechselnd die eine und die andere bevorzugt, zur Ausfüllung zu benutzen, nicht aber die Farbe des Grundes, obwohl ein beträchtlicher Theil der an den blinden Fleck gränzenden Netzhauttheile auch von dieser eingenommen wird. Bezeichnet man ein weisses Papier mit hirsekorngrossen schwarzen Punkten, die um 1‴ von einander abstehen, und legt auf einen Theil des Papieres eine kleine Scheibe so, dass sie nirgends an einen schwarzen Punkt anstösst, so erscheint, wenn man die Scheibe zum Verschwinden bringt, die Stelle, wie das übrige Papier, punktirt, nie rein weiss, obwohl die nächste Umgebung der Scheibe nur weiss ist. Die Vorstellung richtet sich also auch nach den entfernteren Theilen des Sehfeldes. Legt man auf weisses Papier eine schwarze Scheibe und auf diese blaue Scheiben von verschiedener Grösse so, dass ein breiterer oder schmälerer schwarzer Rand bleibt, so erscheint, wenn man die blauen Scheiben zum Ver-

schwinden bringt, die Lücke nur dann schwarz, wenn die Breite des freien schwarzen Randes mindestens $^1/_6$ des Durchmessers der blauen Scheibe beträgt; ist der Rand schmäler, so erscheint sie weiss, wie der Grund, oder nebelhaft grau. Alle diese und ähnliche Thatsachen zeigen zur Genüge, dass die Thätigkeit der Vorstellung, welche mit scheinbaren Empfindungen die Lücken des Sehfeldes fortwährend ausfüllt, vollkommen scharf durch die von Weber ausgesprochene Regel charakterisirt wird: „Wir sehen den Zusammenhang der Dinge, welche in die nicht sichtbare Region des Sehfeldes hineinragen, so, wie er am einfachsten und wahrscheinlichsten ist."

Weber[6] geht indessen noch weiter, und sucht mit scharfsinniger Benutzung analoger Verhältnisse des Tastsinnes den Beweis zu führen, dass in Folge einer im Sinnesorgan selbst liegenden Einrichtung überhaupt eine Lücke an den der Eintrittsstelle des Opticus entsprechenden Sehfeldparthien gar nicht erscheinen könne. Wir haben (pag. 604) gesehen, dass, nach Weber's Theorie des Ortssinnes der Haut, zur gesonderten Wahrnehmung zweier gleichzeitiger Eindrücke, zur Wahrnehmung einer Distanz zwischen ihnen nicht ausreicht, dass sie die Enden zweier verschiedener Nervenfasern, also zwei verschiedene „Empfindungskreise", treffen, sondern dass das Dazwischenliegen eines oder mehrerer unberührter Empfindungskreise, deren sich die Seele bewusst wird, eine unerlässliche Bedingung ist, dass die Seele nach der Zahl der dazwischenliegenden unberührten Empfindungskreise den Abstand der berührten Punkte von einander taxirt. Dieses Princip überträgt Weber auf die räumliche Wahrnehmung mit dem Auge, und meint, dass auch hier zur Wahrnehmung der Distanz zweier Eindrücke das Dazwischenliegen eines freien sensibeln Punktes zwischen den von den Eindrücken erregten erforderlich sei, dass eine unempfindliche Stelle nicht die Wahrnehmung einer Distanz, einer Lücke zwischen den angränzenden empfindlichen Theilen bedingen könne. Es sollen daher nach Weber die von den Gränzpunkten des blinden Fleckes erzeugten Empfindungen continuirlich ebenso zusammenfliessen, als ob dieser unempfindliche Fleck gar nicht vorhanden wäre; da aber die ringsherum liegenden sensiblen Punkte von verschiedenen Eindrücken erregt sein können, und daher auch das Zusammenfliessen der Empfindungen zur Ergänzung des Sehfeldes auf verschiedene Weise möglich ist, so erhält unter Mitwirkung des Vorstellungsvermögens diejenige Ergänzungsweise den Vorzug, welche die einfachste und wahrscheinlichste ist. Wir haben früher die Weber-sche Theorie des Ortssinnes ausführlich besprochen, und auch die mannigfachen Einwände, welche namentlich gegen die erwähnte Bedingung der Distanzwahrnehmung gemacht worden sind, abgewogen, so dass wir hier auf jene Erörterungen verweisen können. Ob eine Uebertragung der zunächst für den Tastsinn geschaffenen Theorie auf den Gesichtssinn unbedenklich ist, wird aus dem folgenden Paragraphen hervorgehen.

[1] Vergl. E. H. Weber, *über Grösse, Lage und Gestalt des sogen.* Mariotte'*schen oder blinden Fleckes im Auge u. d. davon abhängigen Gesichtsersch. Ber. d. sächs.*

Ges. d. Wiss. math.-phys. Cl. 1853, pag. 149; HANNOVER, *Beitr. zur Anat., Physiol. u. Pathol. d. Auges*, Leipzig 1852, pag. 66; VOLKMANN, *über einige Gesichtsphänomene, welche mit dem Vorhandensein eines unempfindl. Fleckes im Auge zusammenhängen*, *Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. math.-phys. Cl.* 1853, pag. 27, u. R. WAGNER's *Hdwrtrb. d. Phys.* a. a. O. pag. 271; A. FICK u. P. DU BOIS-REYMOND, *über die unempfindl. Stelle etc.*, MUELLER's *Arch.* 1853, pag. 396. — [2] Unter Umständen hat man mehrere unempfindliche Stellen in einem Auge beobachtet; die ausser der Eintrittsstelle des Sehnerven vorkommenden sind jedoch lediglich durch pathologische Veränderungen, welche die Reactionsfähigkeit beschränkter Retinaparthien gegen das Licht vernichten, bedingt, daher auch ihre Zahl, Lage, Form und Grösse sehr verschieden sind. Vgl. LEWIS R. GIBBES (*on the exist. in some indiv. of two insens. spots on the retina; proc. among Assoc. for the advance of science* 3. *Meeting* Charleston 1850, pag. 58), welcher häufig eine kleine unempfindliche Stelle in unmittelbarer Nähe (unterhalb) des Endpunktes der Augenachse fand. Mit dem Augenspiegel wird es in allen solchen Fällen leicht sein, die pathologische Ursache der Unempfindlichkeit zu erkennen. — [3] In früherer Zeit, wo man eine directe Erregbarkeit der Sehnervenfasern durch Lichtwellen annahm, und sich daher auch die Unempfindlichkeit der Eintrittsstelle dieser Fasern nicht erklären konnte, meinte man, dass es nur die Eintrittsstelle der *arteria* und *vena centralis* sei, an welcher Unempfindlichkeit vorhanden sei, weil diese Gefässe die empfindungsfähigen Fasern bedeckten. Diese Ansicht ist längst aufgegeben, und durch die Form- und Maassbestimmungen des blinden Fleckes gründlich widerlegt. Dagegen ist neuerdings von COCCIUS (*über die Anwendung des Augenspiegels*, Leipzig 1853, pag. 20) wunderbarer Weise die Ansicht vertheidigt worden, dass die Sehnervenfasern, also auch die Eintrittsstelle des Sehnerven, für objectives Licht nicht unempfindlich seien, direct durch solches erregt werden, dass an jener Stelle nur die räumliche Wahrnehmung in Folge des Mangels der Zapfen und Stäbchen fehle. COCCIUS stützt diese entschieden unhaltbare Ansicht auf eine meines Erachtens missverstandene, an sich sehr interessante Thatsache. Bringt man das Bild einer Kerzenflamme auf die Eintrittsstelle des Sehnerven, so verschwindet dasselbe, nach COCCIUS jedoch mit Zurücklassung eines hellen Scheines, welcher deutlich roth wird, wenn das Flammenbild auf die Eintrittsstelle der Centralgefässe fällt. COCCIUS meint nun, dass der helle Schimmer von den erregten Sehnervenfasern an der Eintrittsstelle, der rothe Schimmer von der Einwirkung des durch die Gefässe gegangenen Lichtes auf die hinter ihnen liegenden Fasern herrühre. Der helle Schimmer rührt indessen von dem stets um das Flammenbild vorhandenen diffusen Licht her, welches die Nachbarparthien des blinden Fleckes erregt, und nun von der Vorstellung auch auf den blinden Fleck übertragen wird; ebenso ist es das von den erleuchteten Gefässen nach den Seiten zerstreute rothe Licht, welches diese empfindlichen Nachbartheile erregt, und nun auf gleiche Weise von der Vorstellung in die Lücke des Sehfeldes eingetragen wird. — [4] HANNOVER hat sorgfältige Messungen an 22 Augen (12 rechten und 10 linken) über die Grösse des unempfindlichen Fleckes angestellt. Er fand den Abstand der äusseren Gränze desselben von der Sehachse im Mittel 11° 56′ (Max. 14° 27′, Min. 9° 58′), den Abstand der inneren Gränze (nach der Nase) von der Sehachse im Mittel 18° (Max. 21° 43′, Min. 15° 29′), den Horizontaldurchmesser demnach im Mittel 6° 4′ (Max. 9° 47′, Min. 3° 39′). Kurzsichtige und weitsichtige Augen zeigten keinen beträchtlichen Unterschied, zwischen rechten und linken Augen zeigte sich ein sehr geringer Unterschied im oben angeführten Sinne. — [5] HANNOVER fand bei Messungen an todten Augen den längsten senkrechten Durchmesser der ovalen Form der Eintrittsstelle im Mittel 0,903 Par. ‴, den Querdurchmesser 0,723‴, den Durchmesser der runden Form im Mittel 0,87‴, den Abstand der Peripherie der Eintrittsstelle vom *foramen centrale* im Mittel 1,5‴. — [6] Vergl. WEBER a. a. O. und FECHNER's Darstellung, *Centralblatt für Naturw. und Anthropol.* 1853, No. 48, pag. 938.

§. 246.

Von der Schärfe des Sehens.[1] Das vollkommenste, schärfste Netzhautbild, welches der dioptrische Apparat des Auges bei vollkommenster Accommodation und möglichster Verkleinerung der sphärischen und chromatischen Aberration von einem äusseren Object zu entwerfen

vermag, ist an sich noch kein zwingender Grund zu einer entsprechend scharfen räumlichen Wahrnehmung, wenn wir unter letzterer die bestimmte gesonderte Auffassung der möglichst kleinen leuchtenden Punkte, in welche jedes Netzhautbild und respective Object zerlegt werden kann, verstehen. Denken wir uns ein Damenbret aus alternirenden schwarzen und weissen Quadraten von 1″ Seitenlänge als Prüfungsmittel, so werden wir demjenigen Auge (ein vollkommenes Accommodationsvermögen vorausgesetzt) und derjenigen Stelle der Retina die grösste Schärfe des Sehens zusprechen, welche bei der relativ grössten Entfernung des Bretes, also bei der relativ grössten Verkleinerung der einzelnen Felder im Netzhautbilde die schwarzen und weissen Quadrate noch gesondert von einander aufzufassen vermag. Die leicht zu bestimmende Grösse dieser Felder im Netzhautbilde bei dem Gränzabstande des Objectes, über welche es nicht entfernt werden kann, ohne dass die gesonderte Wahrnehmung aufhört, giebt uns zugleich ein bestimmtes Maass für die Schärfe des Sehens. Von welchen Verhältnissen die letztere abhängt, ist im Allgemeinen nicht schwer anzugeben, und bereits in der Einleitung zum Gesichtssinn angedeutet; das oft gebrauchte Bild einer Mosaik wird es am anschaulichsten machen. Von der Grösse der Steinchen einer solchen hängt es ab, bis zu welchem Grade und mit welcher Schärfe die Einzelheiten eines Bildes von gegebener Grösse wiedergegeben werden können; ebenso verhält es sich mit der Netzhaut, die wir als eine Mosaik sensibler Punkte von constanter, anatomisch gegebener Grösse zu betrachten haben. Jedes Netzhautbild, sei es von einem nahen oder fernen, grossen oder kleinen Object, wird gewissermaassen durch die sensiblen Mosaikelemente der Retina, auf welche es fällt und einwirkt, in einzelne Theile von der Grösse dieser Elemente, und in so viel Theile, als es sensible Punkte einnimmt, zerlegt. Wie jedes Steinchen einer künstlichen Mosaik seine bestimmte Färbung hat, durch welche es einen ebenso gefärbten Theil des abgebildeten Objectes repräsentirt, so erhält gewissermaassen jeder sensible Punkt eine bestimmte Färbung, d. h. je nach der Beschaffenheit der Farbe desjenigen Bildtheiles, der auf ihn fällt, wird eine Erregung von bestimmter Qualität in ihm hervorgerufen, welche, wenn verschiedenfarbiges Licht nebeneinander auf denselben sensibeln Punkt trifft, einer Mischung dieser Lichtarten entspricht. Auf diese Weise werden ebensoviele Einzelempfindungen geschaffen, als sensible Punkte vom Bilde eines Objectes eingenommen und erregt werden, und diese Einzelempfindungen sind es, aus welchen die Vorstellung das Netzhautbild in seinen räumlichen Verhältnissen reconstruirt, indem sie dieselben nach ihren Localmerkmalen ordnet, sie mosaikartig zusammensetzt, und so mit ihnen den dem objectiven Sehfeld entsprechenden vorgestellten Raum, das subjective Sehfeld, ausfüllt. So müssen wir uns die Entstehung der räumlichen Wahrnehmung denken. Aus dem Umstand, dass die sensiblen Retinaelemente von unveränderlicher Grösse sind, ergiebt sich nun weiter, dass diese Grösse der constante Maassstab ist, welcher die Feinheit der Unterscheidung der Einzelheiten eines Objectes bestimmt.

Zwei oder mehrere nebeneinander liegende Punkte eines Objectes können nur dann als von einander verschieden aufgefasst werden, wenn der Durchmesser ihres Bildes in der Netzhaut grösser oder mindestens ebenso gross als der Durchmesser eines sensibeln Punktes ist. Fallen ihre Bilder innerhalb der Gränzen desselben Retinaelementes, so können sie nicht gesondert wahrgenommen werden, ebensowenig als durch ein einfaches Mosaiksteinchen verschiedene Einzelheiten eines Objectes im Bild ausgedrückt werden können. Betrachten wir einen Baum in der Nähe, so sind die Bilder der einzelnen Blätter auf der Netzhaut so gross, dass jedes derselben mehrere sensible Punkte deckt, also deutlich von seinen Nachbarn unterschieden wird. Bei einer gewissen Entfernung dagegen werden die Bilder der Blätter so klein, dass mehrere auf den Raum eines sensibeln Punktes fallen, so dass eine gesonderte Wahrnehmung derselben nicht mehr möglich ist. Dass es eine physiologische Unmöglichkeit ist, dass zwei gleichzeitig auf denselben sensibeln Punkt (d. i. wie wir sehen werden, auf das Ende oder den Endapparat, oder auch die Endapparate einer und derselben Opticusfaser) fallende Eindrücke als zwei von einander geschiedene wahrgenommen werden, brauchen wir nicht noch einmal zu beweisen, wir verweisen auf das beim Ortssinn der Haut Gesagte (pag. 604). Fallen zwei punktförmige Eindrücke auf zwei nebeneinander liegende sensible Punkte, so werden sie allerdings zwei Empfindungen hervorbringen, allein in der Vorstellung werden diese beiden Eindrücke stets ohne Distanz aneinandergränzend, oder wenn ihre Qualität dieselbe ist, als ein Eindruck von gewisser Breite erscheinen, auch dann, wenn im Netzhautbild wirklich ein Abstand zwischen beiden Leuchtpunkten vorhanden ist, was dann möglich ist, wenn der Durchmesser derselben kleiner, als der eines sensibeln Punktes ist. Denken wir uns z. B. zwei nebeneinander liegende sensible Punkte, hätte jeder einen Durchmesser von 0,003‴, so wäre es möglich, dass zwei benachbarte Fixsterne Bilder von geringerem Durchmesser so auf die Netzhaut würfen, dass jedes Bild genau in das Centrum eines sensibeln Punktes fiele, die Bilder also durch die freien Ränder beider Punkte von einander getrennt wären; wir werden in diesem Falle nicht zwei gesonderte Sterne, sondern nur einen einzigen am Himmel wahrnehmen. Betrachten wir zwei Spinnewebenfäden, die in geringem Abstand von einander parallel ausgespannt sind, so werden wir einen einfachen Faden sehen, nicht nur, wenn die Bilder der Fäden auf dieselbe in einer Linie hintereinander liegende Reihe sensibler Punkte fallen, sondern auch dann noch, wenn dieselben auf zwei aneinander gränzende Reihen fallen. Damit sie gesondert wahrgenommen, eine Distanz zwischen ihnen erkannt wird, ist es nothwendig, dass eine Reihe nicht von ihnen getroffener sensibler Punkte zwischen den beiden Reihen liegt, auf welche ihre Bilder fallen; wir nehmen dann die Distanz wahr, indem wir uns in der Vorstellung der nicht erregten freien Reihe sensibler Punkte zwischen den erregten bewusst werden, also auf dieselbe Weise, unter derselben Bedingung, unter welcher nach Weber's scharfsinniger Theorie die gesonderte Wahr-

nehmung zweier Eindrücke auf der Haut zu Stande kommt. Fallen zwei verschiedenfarbige Eindrücke auf zwei benachbarte Punkte, so werden wir zwei zusammenstossende Objectpunkte von entsprechender Farbe wahrnehmen, eine Distanz zwischen ihnen aber auch nur dann, wenn ein unberührter sensibler Punkt zwischen den berührten liegt. Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass ein einzelner punktförmiger Lichteindruck nicht nothwendig einen oder mehrere sensible Punkte ganz einnehmen muss, um wahrgenommen zu werden; es lässt sich beweisen, dass das Bild entfernter Fixsterne, welche noch als leuchtende Punkte erscheinen, unendlich klein, selbst bei der unvermeidlichen Irradiation noch beträchtlich kleiner als der Durchmesser eines sensibeln Punktes, von dessen Grösse wir auf gleich zu beschreibende Weise uns eine ohngefähre Vorstellung machen können, sein muss; es lässt sich aber auch leicht beweisen, dass er dann grösser erscheinen muss, als sein Bild, nämlich ebenso gross, als wenn letzteres den sensibeln Punkt ganz einnähme, da ein kleinerer Raumtheil in unserem mosaikartigen Raumbild gar nicht existiren kann. Bei der eben gemachten Annahme, dass das Bild des Sternes kleiner als der sensible Punkt ist, versteht es sich von selbst, dass neben ihm auf denselben Punkt auch noch ein Theil des dunklen Himmels fällt, der Eindruck des leuchtenden Sternbildes übertönt aber in Folge seiner Intensität begreiflicher Weise den schwachen Eindruck, welchen der dunkle Grund gleichzeitig auf dasselbe Netzhautelement macht. Anders wird es sich bei Betrachtung eines schwarzen Punktes auf weissem Grunde verhalten. Ist der Objectpunkt so weit entfernt, dass sein Bild kleiner als der Durchmesser eines sensiblen Punktes der Retina wird, auf letzteren also gleichzeitig ein Theil des weissen Grundes fällt, so wird der Punkt nicht wahrgenommen werden können, weil hier der intensive Eindruck des Grundes den schwachen des Punktes überwältigt. Ein schwarzer Punkt auf weissem Grunde wird daher schon in einer geringeren Entfernung vom Auge unsichtbar werden, als ein weisser Punkt von gleicher Grösse auf schwarzem Grunde, auch wenn durch eine vollkommene Accommodation der Einfluss der Irradiation eliminirt ist. Es geht hieraus auch hervor, dass es, wie Weber besonders hervorhebt, ganz falsch ist, wenn man zur Bestimmung der Schärfe der räumlichen Wahrnehmung untersucht, wie klein ein Bild auf der Netzhaut gemacht werden kann, ohne dass es unsichtbar wird. Diese Untersuchung kann uns, wenn wir die Intensität des Eindruckes in Rechnung bringen, nur über die Grösse der Empfindlichkeit der Netzhaut belehren, die Schärfe des Raumsinnes können wir nur messen, wenn wir, wie bei der Haut, prüfen, wie weit zwei discrete Lichteindrücke auf der Netzhaut einander genähert werden können, ehe sie zu einem einzigen zusammenfliessen.

Die Schärfe des Raumsinnes ist sehr ungleich an verschiedenen Stellen der Netzhaut: sie ist am grössten am gelben Fleck, an dem Theile also, welcher das Ende der Augenachse berührt, und nimmt von dort aus nach allen Seiten gegen die *ora serrata* hin schnell

und beträchtlich ab. Wir benutzen daher zum deutlichen Sehen nur jene bevorzugte Stelle, indem wir das Auge so drehen, dass der zu betrachtende Gegenstand in die Verlängerung der Sehachse, sein Bild auf den gelben Fleck zu liegen kommt. Einen Gegenstand fixiren heisst sein Bild auf den gelben Fleck einstellen. Nur auf die Bilder, welche diese Stelle einnehmen, pflegen wir unsere Aufmerksamkeit zu richten, die Bilder, welche das übrige Retinafeld einnehmen, bleiben meist unbeachtet, obwohl auch sie fortwährend empfunden werden, das ganze subjective Sehfeld fortwährend ausgefüllt ist. Es ist sogar nicht leicht, die Aufmerksamkeit von dem fixirten Gegenstand abzulenken und einem Theil des seitlichen Gesichtsfeldes zuzuwenden; unwillkührlich sind wir geneigt, mit der Aufmerksamkeit auch das Auge zu verwenden, um den Gegenstand, auf den wir erstere richten wollen, in die Verlängerung der Sehachse zu bringen. Auch ohne subtile Prüfungen weiss indessen Jeder aus täglicher Erfahrung, wie klein bei völlig unverwandtem Auge der Theil des objectiven Sehfeldes, in welchem wir scharf und bestimmt die Gegenstände wahrnehmen, wie mangelhaft und undeutlich, gleichsam nebelhaft die seitlich, ober- und unterhalb dieser beschränkten Stelle befindlichen Gegenstände erscheinen. Man schlage ein Buch auf, und richte plötzlich unbefangen den Blick auf ein beliebiges Wort, so wird man, wenn man jede auch die geringste Augenbewegung vermeidet, sich überzeugen, dass zwar die ganze Seite und auch ausserhalb des Buches liegende Theile im Sehfeld vorhanden sind, wir aber nicht einmal das vorhergehende oder zunächst auf das fixirte folgende Wort enträthseln können, weil es undeutlich mit verwaschenen Buchstaben erscheint. Weber[2] fand, dass die Buchstaben, welche man gleichzeitig vollkommen deutlich wahrnimmt, auf der Netzhaut nur einen Raum von $^1/_3 — ^1/_2'''$ einnehmen. Ein weiterer einfacher Versuch ist folgender. Man beschreibt auf einer horizontalen Ebene einen Halbkreis (mit der deutlichen Sehweite als Radius), und sticht auf demselben in dem Abstand von 5^0 Stecknadeln senkrecht ein. Bringt man nun das Auge (während das zweite geschlossen ist) so in die Ebene, dass der Mittelpunkt des Halbkreises etwa mit dem Knotenpunkt desselben zusammenfällt, und richtet es so, dass eine der Nadeln in die Verlängerung der Augenachse fällt, so werden ausser dieser auch noch die beiden nächsten rechts und links in der Entfernung von 5^0 steckenden Nadeln deutlich gesehen, die um 10^0 von der fixirten Nadel entfernten erscheinen schon undeutlich, noch weiter entfernte liefern nur nebelhafte verwaschene Bilder, und solche, die über $30 — 40^0$ von der in der Augenachse liegenden abstehen, werden gar nicht mehr wahrgenommen. Aehnliche Resultate erhält man, wenn man den Halbkreis vertical stellt, nur dass hier die Nadeln schon in etwas geringerem Winkelabstand von der fixirten nach oben oder unten ganz undeutlich und unsichtbar werden (Valentin). Vollkommen deutlich erscheinen demnach nur Gegenstände, welche im Bereich eines Winkels von 10^0, welchen die Sehachse halbirt, liegen, der Bezirk der Wahrnehmbarkeit überhaupt umfasst einen Winkel von $60 — 80^0$. Mit Hülfe der dioptrischen Gesetze lässt

sich nun leicht berechnen, wie gross der Netzhauttheil auf dem horizontalen und verticalen Durchschnitt des Auges (durch die *macula lutea*) ist, welcher vollkommen scharfe Wahrnehmungen liefert, an welchem Punkte dieselbe ganz aufhört. Da nach VALENTIN [3] die Nadeln bis zu 5° Abstand von der Sehachse zwar deutlich, aber nur bis zu 3° Abstand vollkommen scharf gesehen werden, berechnet VALENTIN, dass der Durchmesser der Netzhautstelle, welche deutliche Bilder liefert, 2—4 Mm., derjenigen, welche sie mit untadelhafter Schärfe giebt, nur 1,4 Mm. beträgt; erstere soll gerade dem gelben Fleck, letztere dem sogenannten *foramen coecum* entsprechen. Es ergiebt sich hieraus, wie ausserordentlich klein die Stelle, welche vollkommen scharfe Wahrnehmungen giebt, im Vergleich zur gesammten empfindlichen Netzhautfläche ist. Die Ursache dieser Ungleichheit ist jedoch keineswegs ausschliesslich in der Verschiedenheit der Schärfe des Raumsinnes, also in der verschiedenen Zahl und Grösse der Empfindungspunkte, welche eine Fläche von gegebenem Durchmesser enthält, zu suchen, sondern ist gleichzeitig und zu einem grossen Theil auch in den Mängeln des dioptrischen Apparates begründet. Selbst bei der vollkommensten Accommodation ist das von ihm auf die Netzhautfläche geworfene Bild nicht auf allen Theilen derselben gleich scharf; wenn das Auge, wie dies begreiflicher Weise stets geschieht, so eingerichtet ist, dass das Bild am Ende der Sehachse, der Gegend des directen Sehens, vollkommen scharf ist, so sind die seitlich davon liegenden Theile undeutlich in Folge von gebildeten Zerstreuungskreisen, um so undeutlicher, je weiter sie von der Sehachse entfernt sind. Man kann sich hiervon direct an den Bildern in den Augen weisser Kaninchen überzeugen; es folgt die Undeutlichkeit der seitlichen Bildparthien aber auch mit Nothwendigkeit aus den dioptrischen Verhältnissen. Bei der gegebenen Krümmung der Netzhaut und der Lage der Knotenpunkte lässt sich leicht zeigen, dass, wenn der am Ende der Sehachse liegende gelbe Fleck für eine bestimmte Entfernung accommodirt ist, er also in dem Vereinigungspunkt des Strahlenkegels eines in der Sehachse gelegenen Leuchtpunktes liegt, die Vereinigungspunkte seitlich in gleicher Entfernung liegender Objectpunkte hinter die Netzhaut fallen, auf ihr also Zerstreuungskreise bilden müssen.

Es ist von grossem Interesse, durch Bestimmungen der kleinsten noch wahrnehmbaren Distanz sich einen Begriff und ein Maass für die Schärfe des Raumsinnes der Retina, und zwar besonders in der Gegend des directen Sehens zu schaffen. WEBER hat hierüber die genauesten Versuche gemacht und die Beobachtungen Anderer zusammengestellt. Nach ihm erkennt ein normales Auge zwei schwarze Parallellinien auf weissem Grunde noch als doppelt, wenn die Distanz ihrer Bilder auf der Retina 0,00119—0,00148‴ beträgt.[4] „Es ist also bei den schärfsten Augen der Raumsinn auf dem am feinsten fühlenden Theile der Netzhaut, in der Gegend der Augenachse, unter sehr günstigen Umständen ungefähr 840 mal feiner als an den Fingerspitzen und 420 mal feiner als an der Zungenspitze; bei minder scharfen Augen etwa 400—600 mal schärfer, als an ersteren und 200—300 mal schärfer

als an letzteren.“ Die Grösse der Distanz, welche die Parallellinien haben müssen, um von seitlichen Netzhautparthien noch gesondert wahrgenommen zu werden, wächst mit der Entfernung dieser Parthien vom Endpunkt der Sehachsen unverhältnissmässig rasch, wie aus VOLKMANN's Beobachtungen hervorgeht. Wurden zwei Linien, wenn sie in der Sehachse lagen, noch bei einer Distanz ihrer Bilder von 0,00348‴ als doppelt erkannt, so gehörte, wenn ihr Winkelabstand von der Sehachse 5° betrug, zur doppelten Wahrnehmung bereits eine Distanz ihrer Bilder von 0,02160‴, bei 8° Winkelabstand eine Distanz von 0,38232‴. Wenn auch VOLKMANN's Zahl für den gelben Fleck einer weit geringeren Schärfe des Raumsinnes als die WEBER'schen Zahlen entspricht, so ist doch gegen die Gültigkeit des Verhältnisses der Werthe für die verschiedenen Netzhautstellen jedenfalls kein Einwand zu erheben.

Es handelt sich schliesslich um eine physiologisch-anatomische Begründung des Raumsinnes des Auges überhaupt, und der Verschiedenheit desselben an verschiedenen Netzhautstellen; mit anderen Worten, es fragt sich, was haben wir unter den sensibeln Punkten zu verstehen, aus welchen wir die Retina mosaikartig zusammengesetzt angenommen haben? Wir müssen hier von demselben physiologischen Gesetz, wie beim Tastsinn ausgehen: eine und dieselbe Nervenfaser kann nicht gleichzeitig zwei Empfindungen erzeugen. Es kann demnach eine Retinaprovinz, welche nur von einer Opticusfaser versorgt wird, immer nur eine einfache Empfindung erzeugen, so viel Eindrücke auch gleichzeitig auf sie gemacht werden; es kann also auch nicht mehr als ein sensibler Punkt in den Verbreitungsbezirk derselben Opticusfaser fallen. Dürfen wir nun, und nach unserer Ueberzeugung müssen wir es, die Zapfen und Stäbchen als die Nervenenden betrachten, auf welche die Lichtwellen wirken müssen, um überhaupt eine Opticusfaser zu erregen, so müssen wir annehmen, dass die Grösse und Gestalt der sensibeln Punkte durch die Zahl der Zapfen und Stäbchen, in welchen je eine Opticusfaser endigt, bestimmt werden. Die JACOB'sche Haut zerfällt hiernach in eine Mosaik von Empfindungsbezirken, deren jeder die Endapparate je einer Sehnervenfaser enthält. Weiter wissen wir aus den eben erörterten Thatsachen, dass diese Bezirke am gelben Fleck am kleinsten sind, von da nach allen Seiten hin beträchtlich schnell an Grösse zunehmen. Betrachten wir die JACOB'sche Haut von ihrer Aussenfläche, so ist ein auffallender Umstand, welcher als der anatomische Ausdruck dieser Verschiedenheit erscheinen muss, die Vertheilung der Zapfen. Am gelben Fleck finden wir nur Zapfen, je weiter von ihm entfernt, desto mehr einfache Stäbchen finden wir zwischen je zwei Zapfen eingeschoben, desto weniger Zapfen also auf einer Fläche von bestimmter Grösse. Es drängt sich uns daher von selbst die Hypothese auf, dass jeder sensible Punkt der Retina durch je einen Zapfen mit einer verschiedenen Anzahl zugehöriger Stäbchen gebildet werde, dass demnach so viel Opticusfasern als Zapfen vorhanden, dass die Zapfen die Hauptenden der Fasern darstellen, die Stäbchen in verschiedener Zahl an verschiedenen Netzhautparthien als accessorische Endapparate,

welche im gelben Fleck sogar gänzlich fehlen, zu betrachten sind. Am gelben Fleck endigt je eine Nervenfaser in je einem Zapfen durch Vermittlung je einer Ganglienzelle; weiter nach aussen, wo z. B. je 12 Stäbchen auf einen Zapfen kommen, ist vielleicht der wahrscheinlichste anatomische Zusammenhang der, dass der Zapfen direct in die Ganglienzelle übergeht, aus welcher die Opticusfaser dieses Bezirks entspringt, die Stäbchen, welche um ihn herum liegen, mit Ganglienzellen communiciren, welche sie mittelbar durch ihre Ausläufer mit jener ersten Zelle und so mit der Opticusfaser in Verbindung setzen. Bezeichnen wir die zu jedem Zapfen gehörigen umgebenden Stäbchen als das Weichbild desselben, so würde nach dieser Hypothese der Grundsatz der räumlichen Wahrnehmung dahin auszusprechen sein, dass zwei Eindrücke, welche in das Weichbild desselben Zapfens fallen, nur einfach empfunden werden, dass zwei Empfindungen entstehen, wenn zwei benachbarte Zapfengebiete von ihnen getroffen werden, dass aber zur Wahrnehmung einer Distanz zwischen zwei Eindrücken, das Unberührtbleiben eines solchen Gebietes zwischen den beiden getroffenen nach Weber's Theorie erforderlich ist. Es fragt sich, ob mit dieser Anschauung die beobachteten Werthe für die Feinheit des Raumsinnes übereinstimmen. Nach H. Mueller und Koelliker ist der Durchmesser eines Zapfens am gelben Fleck 0,002‴; nach Weber müsste dieser Durchmesser das Minimum der Distanz zweier Netzhauteindrücke sein, welche noch als distant aufgefasst werden können; er selbst fand aber bei directen Versuchen jenes Minimum am gelben Fleck kleiner, sogar nur 0,00119‴. Dies scheint ein directer Widerspruch gegen obige Hypothese, und scheint zur Annahme von schmäleren sensibeln Punkten als die Zapfen sind, etwa von solchen, wie die Stäbchen sind, zu zwingen. Solche Elemente fehlen aber am gelben Fleck gänzlich, und es bleiben uns hier keine anderen denkbaren anatomischen Perceptionselemente, als eben die Zapfen. Es dürfte daher im Angesicht so vieler gewichtiger und überzeugender Momente wohl in Frage kommen, ob nicht Weber's Zahl für jene kleinste Distanz zu klein geworden ist; dadurch vielleicht, dass er der Rechnung Listing's schematisches, für unendliche Ferne accommodirtes Auge zu Grunde gelegt hat, ob nicht die zum Theil beträchtlich grösseren und besser mit unserer Hypothese stimmenden Werthe, wie sie andere Beobachter, namentlich Volkmann gefunden (0,00348‴), die richtigeren sind. Nicht unwahrscheinlich ist auch, dass 0,002‴ für die Zapfen des gelben Fleckes eine zu hohe Zahl ist. Die Zunahme des Abstandes je zweier Zapfen mit der Entfernung vom gelben Fleck dürfte mit dem Grade, in welchem die Schärfe des Sehens abnimmt, im Einklang sein.

[1] Vergl. E. H. Weber, *über die Verhältnisse, mit welchen die Vollkommenheit des Raumsinnes im Auge zusammenhängt*, *Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. mathem.-physik. Cl.* 1853, pag. 128; Volkmann a. a. O. pag. 329. — [2] Da es sehr schwer ist, die unwillkührlichen Bewegungen des Auges bei diesem Versuche gänzlich zu vermeiden, betrachtet man nach Volkmann und Weber die Schrift nur, während sie durch einen elektrischen Funken beleuchtet ist, dessen Dauer zu kurz ist, als dass das Auge während derselben zu Verrückungen seiner Achse Zeit hätte. (Ein elektrischer Funke dauert

nach Wheatstone nur 0,000001 Secunde; das Auge braucht aber zur kleinsten Bewegung nach Volkmann 0,3 Sec.) Um ferner das Errathen der nicht deutlich gesehenen Buchstaben zu vermeiden, wodurch leicht ein zu grosser Werth erhalten werden könnte, empfiehlt Weber die Schrift einer unbekannten Sprache zu dem Versuch zu wählen. Unter diesen Cautelen erhielt Weber die obige geringe Breite der Stelle des deutlichen Sehens. — [3] Valentin, *Lehrb. d. Physiologie*, Bd. II. 2. Abth. pag. 161. — [4] Weber's Zahlen für die Minimaldistanz zweier noch gesondert wahrnehmbarer Netzhautbilder sind kleiner, als die aller übrigen Beobachter. Es ist diese Distanz nach Hoock (zwei Fixsterne als Objecte) 0,0019‴, nach Tob. Mayer (parallele schwarze Linien auf weissem Grunde) 0,00153‴, nach Volkmann für zwei Spinnewebfäden 0,00477‴, für zwei Parallellinien 0,00348‴.

§. 247.

Richtung des Sehens, Aufrechtsehen, Wahrnehmung der Bewegung der Gesichtsobjecte.[1] Alle Gesichtsempfindungen objectiviren wir, setzen sie nach aussen; niemals beziehen wir eine solche auf einen Zustand der Netzhaut, wir kommen überhaupt nie zur Wahrnehmung einer solchen empfindenden Fläche, und des verkehrt auf ihr entworfenen Bildes als nächster Ursache der Empfindung. Selbst die subjectiven Phänomene im geschlossenen Auge versetzen wir in einen ausserhalb vorgestellten Raum; selbst die Lichtempfindung, welche ein Druck mit dem Finger auf das Auge erzeugt, stellen wir uns nie an der Stelle des Auges vor, an welcher wir gleichzeitig den Tasteindruck empfinden, und an welcher wirklich die erregten Nervenenden liegen, sondern projiciren sie unwillkührlich in den äusseren Raum, verlegen sie an denselben Ort, an welchen wir ein an derselben Stelle erzeugtes Bild eines äusseren Objectes verlegen würden. Es ist die Objectivirung der Gesichtsempfindungen für unsere Seele eine absolute Nothwendigkeit, welche in ihren angeborenen Fähigkeiten und der von dieser abhängigen Erziehungsweise des Gesichtssinnes fest begründet ist, von welcher wir uns selbst dann nicht frei machen können, wenn wir durch die Wissenschaft über die Existenz und Lage der empfindenden Fläche und der Bilder auf ihr belehrt sind.

Jeden Lichteindruck setzen wir in einer bestimmten Richtung nach aussen, diese Richtung ist für jede Stelle der Netzhaut, auf welche der Eindruck fällt, eine ganz constante, es verbindet sich mit jedem erregten Netzhautpunkt eine Vorstellung von der Richtung, in welcher der erregende Objectpunkt ausserhalb des Auges liegt, von der Richtung also, in welcher wir uns bewegen müssten, um zu demselben zu gelangen. Diese vorgestellte Richtung entspricht jedesmal der Linie, welche wir oben bei der dioptrischen Construction eines Bildpunktes zu einem gegebenen Objectpunkt als die Richtungslinie bezeichnet haben, und zwar, wenn wir uns an Listing's schematisches Auge mit zwei Knotenpunkten halten, der vorderen Richtungslinie *PD* der Figur pag. 734, bei dem reducirten Auge der für beide Richtungslinien substituirbaren einen, *AM* pag. 729 oder *PM* pag. 731, also mit anderen Worten dem Strahl des vom Objectpunkt ausgehenden Strahlenbüschels, welcher die für alle brechenden Flächen substituirte Fläche senkrecht

trifft, und daher durch den für die verschiedenen Krümmungsmittelpunkte substituirten einen Knotenpunkt geht, auf dessen Verlängerung jedesmal der zugehörige Bildpunkt liegen muss. Da die Richtungslinien aller gleichzeitig im Sehfeld befindlichen Leuchtpunkte im Knotenpunkt sich kreuzen, so dass der zu jedem Objectpunkt gehörige Bildpunkt allemal auf die entgegengesetzte Seite der optischen Achse zu liegen kommt, als auf welcher der Objectpunkt liegt, wodurch ja eben die Umkehrung des Netzhautbildes entsteht, so folgt rückwärts, dass wir die Empfindung jedesmal auf die entgegengesetzte Seite der optischen Achse projiciren, als auf welcher das zu Grunde liegende Netzhautbild liegt. Was in letzterem unten ist, sehen wir im äusseren Raum oben, was rechts liegt, links, und umgekehrt; wir sehen also die Dinge in derjenigen relativen Lage zur optischen Achse, in welcher sie wirklich im äusseren Raume liegen, nicht in derjenigen, in welcher sie auf der Netzhaut liegen, nicht verkehrt, wie sie auf der Netzhaut sich abbilden, sondern aufrecht. In derselben Richtung, wie die durch objectives Licht erregten Eindrücke, projiciren wir auch die Lichtfigur, welche der drückende Finger erzeugt; wir sehen dieselbe stets auf der entgegengesetzten Seite von der Achse, als auf welcher der Finger drückt, mithin die erregten Netzhauttheilchen liegen.

Die Beantwortung der Frage: was bestimmt und zwingt die Seele, die Eindrücke in der Richtung der Richtungslinien nach aussen zu projiciren? warum richtet sich die Vorstellung nicht nach der relativen Lage der leuchtenden Punkte im Netzhautbild? ist schwierig zu beantworten und lange Zeit Gegenstand der Controverse gewesen. Es gilt zunächst, negative Beweise zu führen, irrige Erklärungsversuche zu widerlegen. Bevor man von dem Wesen der reinen Empfindung klare Begriffe gebildet, Empfindung und Vorstellung richtig und scharf von einander zu sondern gelernt hatte, wurde von einigen die unphysiologische Behauptung vertreten, die Wahrnehmung der Richtung, in welcher die Lichtstrahlen zum Auge gelangen, sei in gleicher Weise Inhalt der unvermittelten Empfindung selbst, als die Wahrnehmung der Qualität und Intensität des einwirkenden Lichtes; die Lichtwellen wirkten vermöge ihrer Richtung ebenso auf das Sensorium, wie vermöge ihrer Länge oder der Schwingungsamplitude der Aethertheilchen. Man statuirte hierbei folgenden grob-mechanischen Zusammenhang. Die Aetherwellen sollten je nach der Richtung, in welcher sie auf ein Nerventheilchen treffen, Schwingungen des Nervenäthers von entsprechender Richtung erzeugen, und diese letztere wäre es, welche von dem Sensorium wahrgenommen würde! Da von einem Punkt ausgehende Strahlen im Auge einen convergirenden Büschel bilden, welcher in einem Netzhautpunkt zur Vereinigung kommt, so meinte man, dass die nach dem Parallelogramm der Kräfte Resultirende aus den Richtungen der einzelnen Strahlen es wäre, welche die Richtungen der Nervenätherschwingungen, und somit die „empfundene“ Richtung bestimmte! Es ist leicht zu zeigen, auf welchen falschen Prämissen diese Hypothese ruht, in welche schroffen Widersprüche sie mit den Thatsachen geräth. Was

berechtigt zu der Vorstellung von „Nervenätherschwingungen", die sich in dem Nervenrohr in der an der Peripherie angenommenen Richtung fortpflanzten? Das Wenige, was wir von dem Nervenerregungsvorgang wissen, weist eine solche Vorstellung mit der grössten Entschiedenheit zurück. Zweitens, selbst wenn wir diese völlig unmotivirte Voraussetzung machen wollten, so würde aus der Lage der Perceptionselemente in der Netzhaut nothwendig folgen, dass in allen genau dieselbe Schwingungsrichtung unter allen Umständen eintreten müsste, da sämmtliche Zapfen und Stäbchen senkrecht gegen die Netzhautfläche, mithin alle wenigstens nahezu in der Richtung des Richtungsstrahles, oder jener Resultirenden stehen. Woran sollte wohl dann das Sensorium die Verschiedenheit der Richtungen letzterer ausserhalb der Retina erkennen? Aber selbst auch diese Voraussetzung zugegeben, ist die Richtung als Inhalt der Empfindung etwas vollkommen Undenkbares, ebenso undenkbar als die Objectivität eines Reizes als Empfindungsinhalt. Es liegt so klar auf der Hand, sobald man sich nur das Wesen einer Empfindung überhaupt vergegenwärtigt, dass in der Empfindung, die nur ein rein subjectiver Zustand unseres Bewusstseins ist, nicht das Mindeste von den Qualitäten ihrer näheren oder entfernteren Ursachen enthalten sein kann, dass wir uns namentlich unter Hinweisung auf das beim Tastsinn Gesagte jede weitere Auseinandersetzung sparen können. Die Richtung, aus welcher eine Lichtwelle kommt, kann überhaupt nicht empfunden, sondern nur vorgestellt werden, es giebt aber auch nicht einmal die Richtung der Lichtwelle an sich zu dieser Vorstellung den Anlass. Eine schlagende Widerlegung gegen diese von Valentin aufrecht erhaltene Annahme einer directen Wahrnehmung der Richtung der Lichtstrahlen ist von Volkmann aus dem Scheiner'schen Versuch abgeleitet worden. Der Punkt *A Fig.* 1 (pag. 750) wird von uns in *A* gesehen, d. h. wir projiciren die von ihm in *a* erweckte Empfindung in der Richtung *aA*, die man nun nach jener Theorie allerdings als die Resultante der beiden durch die Oeffnungen *e* und *f* gegangenen Strahlenbüschel ansehen könnte. Schliessen wir aber die eine Oeffnung *e*, so bleibt dennoch *A* an seiner Stelle, während es doch nach jener Theorie nun nach unten verschoben, nämlich in der Resultirenden des allein noch zur Retina gelangenden durch *f* gegangenen Strahlenbüschels erscheinen müsste.

Ebensowenig haltbar, wenn auch keineswegs so schlechterdings undenkbar als die eben zurückgewiesene Anschauung, dünkt uns die Annahme, dass das Netzhautbild nicht in der Vorstellung umgekehrt, sondern wirklich in seiner verkehrten Lage wahrgenommen werde, dass also die Projection nicht in den Richtungslinien, sondern in geradeaus, der Augenachse parallel gerichteten Linien erfolge, dass wir uns aber der verkehrten Lage nicht bewusst werden, weil wir eben Alles verkehrt sehen, auch die Bewegungen der tastenden Hand, so dass keine Disharmonie zwischen Geradfühlen und Verkehrtsehen eintreten könne (Joh. Mueller). Es liegt in dieser Hypothese eine unbegründete Voraussetzung, welche ebenso alle entgegengesetzten Bemühungen, einen Umkehrungsmechanismus des Netzhautbildes zu finden, hervorgerufen

hat, die Voraussetzung nämlich, dass die einzelnen Netzhauttheilchen in ihrer Lage wahrnehmbar seien, ihre Lage gewissermaassen dem Sensorium bei jeder von ihnen erregten Empfindung mittheilen müssten, so dass die Seele zuerst allemal den erregten Netzhautpunkt in seiner Lage wahrnähme, und von hier aus gleichsam die Projectionslinie in den äusseren Raum construirte, sei es der Achse parallel oder im Sinne der Richtungslinie. Dies ist sicher falsch; die Lage der gereizten Netzhauttheilchen kommt niemals zur Wahrnehmung, es kann also auch von einer verkehrten Wahrnehmung oder einer Wiederumkehrung dieser keine Rede sein; wäre dies der Fall, erfolgte die Projection von dem Netzhautbild aus, so müssten wir letzteres neben dem Object als von diesem gesondert wahrnehmen, als wenn noch ein zweites inneres Auge vorhanden wäre, durch welches das Netzhautbild betrachtet würde. Was den Laien so seltsam däucht, dass trotz des verkehrten Netzhautbildes die Häuser uns nicht auf den Dächern stehend erscheinen, verliert alles Wunderbare, wenn man bedenkt, dass die Lage der Netzhauttheilchen gar nicht auf die Seele wirken kann, ebensowenig als in der Lage der äusseren Hauttheilchen an sich ein Grund zu den mit ihrer Reizung sich verknüpfenden Ortsvorstellungen liegt. Die Seele macht bei der Bildung der Vorstellung, um welche es sich handelt, den Umweg über die Netzhaut gar nicht, sondern knüpft unmittelbar an die subjective Empfindung ebenso die Vorstellung von einem gesehenen Object überhaupt, als von der Lage desselben in dem vorgestellten äusseren Raume. Letztere hat sie hauptsächlich durch Vermittlung der Muskelgefühle, insbesondere der die Augen bewegenden Muskeln bilden gelernt, und zwar auf folgende Weise. Nachdem wir gelernt haben, alle unsere Muskelgefühle auszulegen, mit jedem eine Vorstellung von der Richtung und der Grösse der Bewegung eines Körpertheiles, welche ihm zu Grunde liegt, zu verbinden, und mit den vorgestellten verschiedenen Richtungen die Begriffe rechts, links, oben und unten zu verknüpfen, lernen wir aus den mit den Bewegungen eintretenden Veränderungen der Lichtempfindungen dieselben auf äussere Objecte beziehen, und Schlüsse auf die Richtung, in welcher letztere vor uns liegen, bilden, d. h. uns die Art der Bewegung vorstellen, die wir ausführen müssen, um zu dem als Ursache einer Empfindung erkannten Object zu gelangen. Wir werden von zwei nacheinander im Sehfeld erscheinenden Objecten das zweite für rechts vom ersten liegend erkennen, wenn wir, um dasselbe wahrzunehmen, mit unserem Körper, oder nur dem Kopfe, oder auch nur den Augen eine Bewegung ausführen müssen, deren vorgestellte Richtung dem Begriff rechts entspricht. Ebenso werden wir von zwei gleichzeitig im Sehfeld erscheinenden Objecten oder Punkten eines und desselben Objectes die relative Lage je nach der Richtung der bewusstwerdenden Bewegung, welche wir ausführen, um sie in die Verlängerung der Sehachse zu bringen, bestimmen. Dass das Bild auf der Netzhaut jedesmal in der entgegengesetzten Richtung wandert, als das Auge sich bewegt, ist für die Wahrnehmung völlig gleichgültig. Mit Recht sagt Volkmann, dass die ersten Erkenntnisse über die Richtung

der Gesichtsobjecte ziemlich grobe sein werden, dass erst allmälig eine Vervollkommnung der Interpretationen der Muskelgefühle erreicht wird, bis wir so weit kommen, auch die kleinsten Verrückungen des Auges selbst durch seine Muskeln mit vollkommen richtigen Richtungsvorstellungen zu verknüpfen. Schliesslich erkennen wir die Richtung einer Anzahl gleichzeitig im Sehfeld befindlicher Objecte auch ohne wirkliche Kopf- oder Augenbewegungen auszuführen, indem wir uns der Bewegung bewusst werden, welche wir ausführen müssten, um auf die einzelnen Objecte die Augenachse einzustellen. Ein schlagender Beweis für die erörterte Entstehungsweise der Richtungsvorstellungen ist die bekannte Beobachtung Ruete's, dass die Nachbilder den Bewegungen des Auges folgen. Haben wir eine farbige Oblate auf weissem Grunde lange angeschaut, so wandert das complementäre Nachbild auf dem weissen Grunde überall hin, wohin wir die Augen richten. Haben wir das Nachbild einer Kerzenflamme erzeugt und neigen den Kopf zur Seite, so nimmt auch das Nachbild eine schräge Lage an, erscheint schräg neben der gleichzeitig direct gesehenen, aufrecht stehenden Lichtflamme selbst.

Im engsten Zusammenhange mit dem eben Erläuterten steht die Wahrnehmung der **Bewegung** der Gesichtsobjecte und der **Richtung dieser Bewegung**. Wir schliessen auf die Bewegung eines Objectes, wenn wir entweder bei bewusster Ruhe der Augen, des Kopfes und Körpers, in Folge der Verrückung eines Bildes auf der Retina die allmälige Veränderung der Richtung, in welcher das Object zum Auge liegt, wahrnehmen, oder, wenn wir das Auge bewegen müssen, um ein Object in der Sehachse zu erhalten. Wir erkennen die Richtung der Bewegung aus der bewusstwerdenden Richtung der Augen- oder Kopfbewegung, die wir wirklich ausführen oder ausführen müssten, um dem Object zu folgen. Wir schliessen auf den unbewegten Zustand eines Objectes, wenn mit einer bewussten Bewegung des Auges das Object in gleichem Grade, aber im entgegengesetzten Sinne seine Richtung zum Auge ändert. Die scheinbaren Bewegungen der Objecte, an denen wir vorüberfahren, erklären sich hieraus sehr einfach. Wir nehmen die Verrückung der Gegenstände wahr, während wir uns in Folge der mangelnden Muskelgefühle der Ruhe unseres Körpers und unserer Augen bewusst sind, woraus wir ja, wie eben gesagt, auf die Bewegung der Objecte zu schliessen gewohnt sind. Ebenso einfach erklärt sich die scheinbare Bewegung eines Objectes, welche eintritt, wenn wir während seiner Betrachtung das Auge mit dem Finger verschieben; es findet dabei ebenfalls Verschiebung der Gegenstände statt, obwohl wir die Muskeln des Auges und des Kopfes in Ruhe wissen. Gerade diese Täuschungen, die wir trotz der festesten Ueberzeugung, dass die Bewegungen nur scheinbar sind, nicht vermeiden können, sind die besten Belege für die angegebene Entstehungsweise der Vorstellung von der Bewegung der Gesichtsobjecte.

[1] Vergl. Volkmann, R. Wagner's *Hdwrtrbch.* a. a. O. pag. 340.

§. 248.

Wahrnehmung der Grösse und Entfernung der Gesichtsobjecte. Dass auch die Wahrnehmung der Grösse und Entfernung der betrachteten Objecte auf Vorstellungen beruht, welche sich an die Empfindungen knüpfen, ist nach dem Gesagten klar. Zur Vorstellung von der Grösse eines Gegenstandes gelangen wir auf verschiedenen Wegen, auf denselben zwei Wegen, die uns zu gleichem Urtheil bei der Tastoperation verhelfen. Das nächste Moment, welches unser Urtheil bestimmt, ist offenbar die Zahl der sensibeln Elemente der Retina, welche von dem Bilde eines Gegenstandes eingenommen werden, mithin die Grösse dieses Bildes selbst. Da in unserer Vorstellung jedem sensibeln Punkte ein bestimmter Theil des gedachten Raumes entspricht, so muss nothwendig eine Linie, welche auf der Netzhaut nur 10 solche Einheiten deckt, kleiner erscheinen, als eine solche, welche 20 einnimmt; wir zählen gleichsam in der Vorstellung die erregten Elemente der Netzhautmosaik, wie wir die von einem Gegenstand berührten Empfindungskreise der Haut zählen. Alle Gegenstände, deren Netzhautbilder gleich gross sind, müssen uns daher gleich gross erscheinen; da die Grösse des Netzhautbildes von dem Winkel der von den gegenüberliegenden Endpunkten des Objectes nach dem vorderen Knotenpunkt gezogenen Richtungslinien abhängt, wie aus der Dioptrik hervorgeht, so können wir den Satz auch so aussprechen, dass zwei Gegenstände gleich gross erscheinen, wenn sie unter gleichem Sehwinkel gesehen werden. Es fragt sich nun, ob wir durch einen absoluten Werth bezeichnen können, wie gross wir ein Object sehen, dessen Bild so und so viele sensible Punkte deckt. J. Mueller nahm an, dass wir die Netzhautbilder in ihrer reellen Grösse, jeden Gegenstand also in der Grösse seines Bildes wahrnehmen, ebenso wie die Haut die Objecte in der wahren Grösse der von ihr berührten Flächen wahrnehme. Volkmann bekämpft mit Recht den Vordersatz dieser Annahme, da sich leicht aus Weber's Tastexperimenten beweisen lässt, dass die empfindende Fläche nicht in ihrer reellen Grösse wahrgenommen wird. Wäre dies der Fall, so müsste eine Fläche von bestimmter Grösse auf allen Theilen der Haut gleich gross wahrgenommen werden; wir haben aber gesehen, dass im Gegentheil die Distanz- und Grössenschätzungen von verschiedenen Hautprovinzen aus sehr verschieden ausfallen. Ein gleicher Abstand der Zirkelspitzen erscheint an den Lippen viel grösser als an der Wangenhaut, an der Zungenspitze grösser als an den Fingerspitzen, ein Kreis von 5‴ Durchmesser an der Zungenspitze viel umfangreicher als an den Fingerspitzen, obwohl er an beiden die gleiche Hautfläche einnimmt. Wir haben gesehen, dass die Ursache dieser Verschiedenheit in der verschiedenen Zahl von Empfindungskreisen auf gleicher Fläche an verschiedenen Theilen der Haut liegt, dass also lediglich die Zahl dieser Empfindungskreise, nicht die reelle Grösse der tastenden Fläche die

Wahrnehmung der Grösse bestimmt; durch einen bestimmten Werth aber lässt sich die einer solchen Maasseinheit entsprechende Grösse des vorgestellten Raumes nicht ausdrücken. Ebensowenig wie bei der Haut kann im Auge die reelle Grösse der Netzhaut wahrgenommen werden; wäre dies der Fall, so müssten wir durch den Gesichtssinn alle Objecte weit kleiner schätzen, als durch den Tastsinn, weil das Netzhautbild auch bei der Annäherung des Objectes bis zum Nahepunkt des Auges immer noch beträchtlich kleiner als das Object selbst ist. Wie bei der Haut ist die kleinste noch wahrnehmbare Distanz die Maasseinheit für die Grösseschätzungen durch den Gesichtssinn, in Zahlen können wir aber auch hier die Grösse dieser Maasseinheit nicht ausdrücken, d. h. wir können wohl berechnen, wie gross die reelle Distanz zweier noch gesondert wahrgenommener Eindrücke auf der Netzhaut ist, nicht aber angeben, wie gross die Vorstellung von dieser Distanz ist. Wäre die Maasseinheit, nach welcher die Vorstellung rechnet, für Gesichtssinn und Tastsinn gleich, so müssten wir die Gegenstände unendlich viel grösser sehen, als wir sie fühlen, trotz der Verkleinerung des Netzhautbildes. Ein 8″ von dem Auge befindlicher Ring von 5‴ Durchmesser müsste dem Gesichtssinn unendlich viel grösser erscheinen, als dem tastenden Finger, da, wie wir gesehen haben, für den Finger 1‴ die kleinste wahrnehmbare Distanz ist, für das Auge dagegen 0,001—0,002‴, ein Netzhautbild von bestimmter Länge also in diesem enormen Verhältniss mehr sensible Punkte deckt, als ein gleich langer Gegenstand bei directer Berührung mit der Fingerspitze. Dies ist nicht der Fall, oder wenigstens nicht nachzuweisen, weil wir eben absolut nicht im Stande sind, für die Maasseinheit nach der Wahrnehmung selbst einen bestimmten Werth aufzustellen. Wer kann sagen, er sehe einen Gegenstand grösser oder kleiner als er ihn fühle? Wer kann von einem Gegenstand, von dessen Grösse er sich durch den Tastsinn noch keine Vorstellung gemacht hat, überhaupt angeben, wie gross er ihn sieht? Man lasse eine Anzahl unbefangener Personen durch ein Mikroskop Blutkörperchen betrachten, und frage jede, wie gross sie dieselben sehe, so wird sie der Eine mit einer grossen Münze, der Andere mit einem Hirsekorn vergleichen, und dasjenige Maass für diese Vergleichsobjecte angeben, welches die Vorstellung durch die Tastoperationen erhalten, und mit den durch directe Messungen gefundenen Maassbegriffen verbunden hat. Werfen wir durch einen Spiegel oder ein Prisma das mikroskopische Bild auf ein in bestimmter Entfernung aufgestelltes Papier und zeichnen dessen Umrisse, so werden alle Personen jetzt eine gleiche Grösse desselben angeben, nicht, weil sie jetzt im Stande wären, das Raumbild der Zeichnung direct zu messen, sondern weil jeder in der Erinnerung die Vorstellung von der Grösse festhält, in welcher er in gleicher Entfernung die Abtheilungen eines Maassstabes gesehen hat. Nach diesen Erörterungen können wir nun schärfer ausdrücken, in welchem Sinne die Netzhaut als Mosaik sensibler Punkte Grössevorstellungen bilden hilft. Es ist weder die absolute Grösse der von einem Bilde eingenommenen Netzhautfläche, die wir wahrnehmen, noch die absolute Grösse der ein-

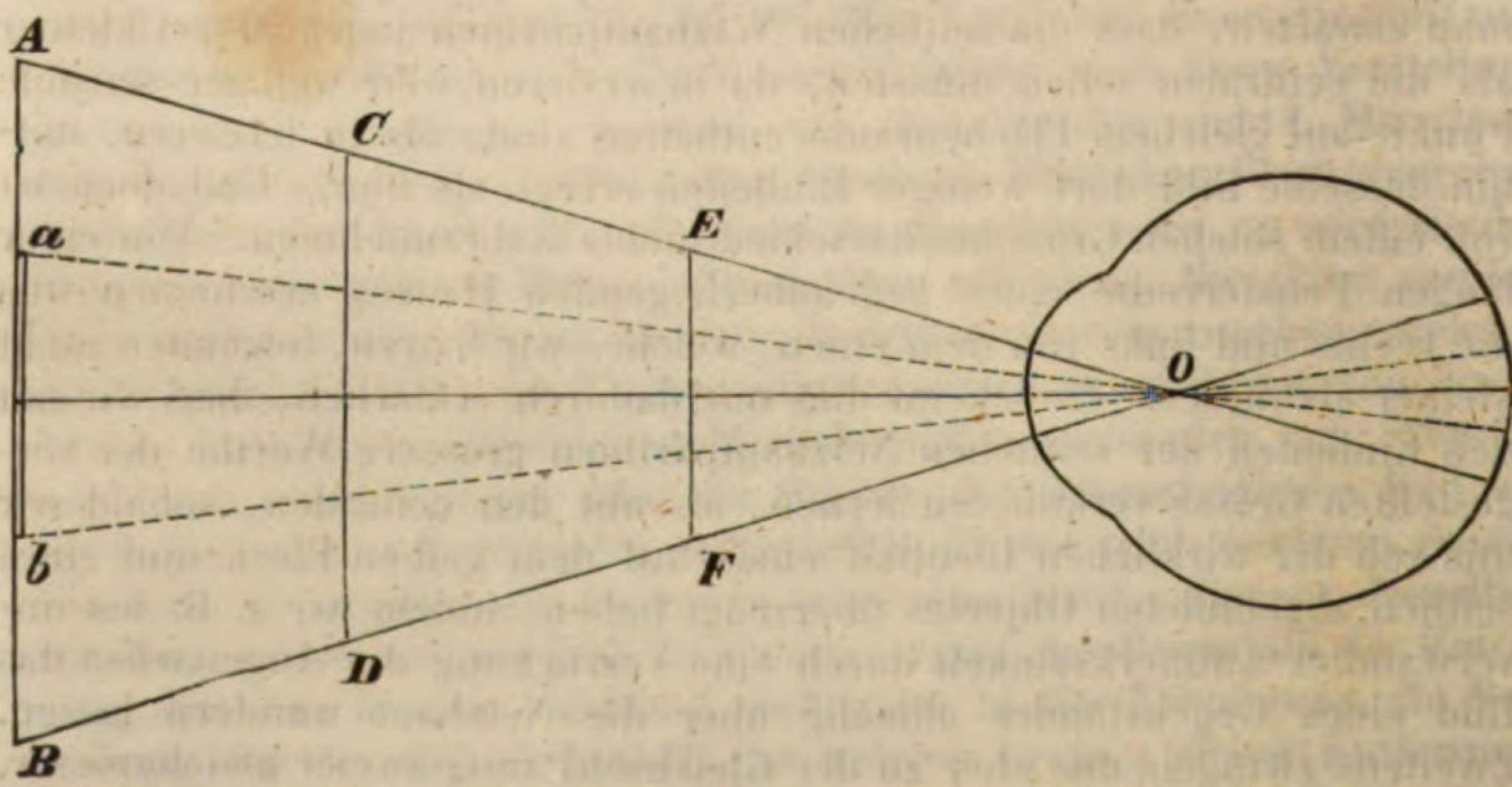
zelnen sensibeln Punkte, deren wir uns bewusst würden, und die wir im Geiste mit der wahrgenommenen Zahl der von einem Bild getroffenen Punkte multiplicirten; sondern es kommt zur directen Wahrnehmung zunächst nur die Zahl der getroffenen Punkte, und diese Zahl hilft uns zunächst nur die Netzhautbilder zweier Objecte auf ihre relative Grösse vergleichen, nicht aber Vorstellungen von ihrer absoluten Grösse bilden. Zu Letzterem verhilft uns erst die Erfahrung auf weiten Umwegen, und diese bewirkt zugleich die Congruenz der durch den Tastsinn und Gesichtssinn erhaltenen Grössevorstellungen von einem Object. Ein Blindgeborner, welcher seine Vorstellung von der Grösse der Gegenstände lediglich dem Tastsinn verdankt, ist, wenn er plötzlich durch eine Operation sehen lernt, zunächst sicher nicht im Stande, seine ersten Wahrnehmungen der ihm noch unbekannten Sehobjecte auf die durch den Tastsinn erhaltenen Vorstellungen von der Grösse zu reduciren, wohl aber wird er ohne Weiteres richtig angeben können, welches von zwei unter verschiedenen Sehwinkeln gesehenen Objecten grösser erscheint. Ist er aber einmal durch die Erfahrung zu der Ueberzeugung gekommen, dass ein gewisses Sehobject, z. B. eine Münze, dieselbe ist, von welcher er aus dem Tastsinn eine in der Erinnerung festgehaltene Grössevorstellung hat, dann wird er auch meinen, die Münze ebenso gross zu sehen, als er sie fühlt, und nun nicht nur bei einer bestimmten Entfernung vom Auge, sondern bei jeder beliebigen, in welcher er sie noch deutlich wahrnimmt, also bei den verschiedensten reellen Grössen des Netzhautbildes.

Es knüpft sich an diese Erörterung noch eine interessante Frage. Wenn es nämlich die Zahl der erregten sensibeln Netzhautelemente ist, nach welcher wir zwei Objecte auf ihre Grösse vergleichen, so sollte man erwarten, dass die seitlichen Netzhautparthien jedes Object kleiner als die centralen sehen müssten, da in ersteren weit weniger sensible Punkte auf gleichem Flächenraum enthalten sind, als in letzteren, mithin dasselbe Bild dort weniger Einheiten erregt als hier. Und doch ist von einem solchen Grössenunterschied nichts wahrzunehmen. Von einer langen Fensterreihe eines gegenüberliegenden Hauses erscheinen uns die rechts und links von dem einen, welches wir fixiren, liegenden nicht kleiner als dieses. Es scheint dies nur dadurch erklärlich, dass wir mit den Einheiten der seitlichen Netzhautparthien grössere Werthe der vorgestellten Grösse verknüpfen lernen, als mit den centralen, sobald wir uns von der wirklichen Identität eines auf dem gelben Fleck und eines seitlich abgebildeten Objectes überzeugt haben, indem wir z. B. bei unverwandter Aufmerksamkeit durch eine Verrückung der Augenachse das Bild eines Gegenstandes allmälig über die Netzhaut wandern lassen. Zweitens zwingen uns aber zu der Gleichschätzung zweier gleichgrosser, aber eine verschiedene Anzahl sensibler Punkte deckender Netzhautbilder die Resultate einer zweiten Messungsmethode, deren wir uns zur Wahrnehmung der Grösse der Sehobjecte bedienen.

Diese zweite Methode beruht auf den so oft schon berührten Muskelgefühlen. Wir lernen zu der grossen Reihe bereits erörterter

wichtiger Anwendungen derselben im Dienste der Sinne eine neue kennen. Wir messen den Sehwinkel, unter welchem ein Object erscheint, direct, indem wir die Augenachse denselben beschreiben lassen, aus den Gefühlen, welche die Augenmuskeln während dieser Bewegung veranlassen. Wollen wir uns z. B. eine Vorstellung von der Länge einer Linie machen, so stellen wir zunächst ihr eines Ende in den Endpunkt der Augenachse ein, und führen dann diese über die ganze Linie hin, bis das andere Ende in ihrer Verlängerung liegt. Wollen wir die Länge zweier Linien vergleichen, so führen wir den Blick abwechselnd über die eine und über die andere hin, und vergleichen die mit jeder Bewegung verbundenen Muskelgefühle. Wollen wir die Mitte einer Linie ausfindig machen, so lassen wir die Augenachse zunächst und wiederholt den Sehwinkel der ganzen Linie beschreiben, um dessen Grösse uns einzuprägen, und probiren dann aus, bei welcher Theilung der Bewegung auf dem Wege der Linie jeder Theil derselben das gleiche Muskelgefühl erzeugt. In gleicher Weise messen und vergleichen wir Flächen, indem wir die Augenachse in verschiedenen Richtungen über dieselben hinweg- oder um sie herumbewegen. Es ist das Muskelgefühl ein so feiner und sicherer Maassstab zu solchen Grössenschätzungen, dass wir selbst die kürzesten Linien, bei welchen der Sehwinkel eine ausserordentlich kleine Grösse ist, ja selbst die kleinsten überhaupt dem Auge noch wahrnehmbaren Distanzen mit demselben zu messen im Stande sind.

Da als Gesetz für die Ergebnisse der beiden erörterten Grössenmessungsmethoden sich ergiebt, dass die wahrgenommene Grösse lediglich durch die Grösse des Sehwinkels bestimmt wird,



zwei unter gleichem Sehwinkel erscheinende Objecte gleich, zwei unter verschiedenem Winkel gesehene Gegenstände ungleich gross wahrgenommen werden müssen, dass also AB, CD, EF gleich gross, ab aber kleiner als EF erscheinen muss, so folgt

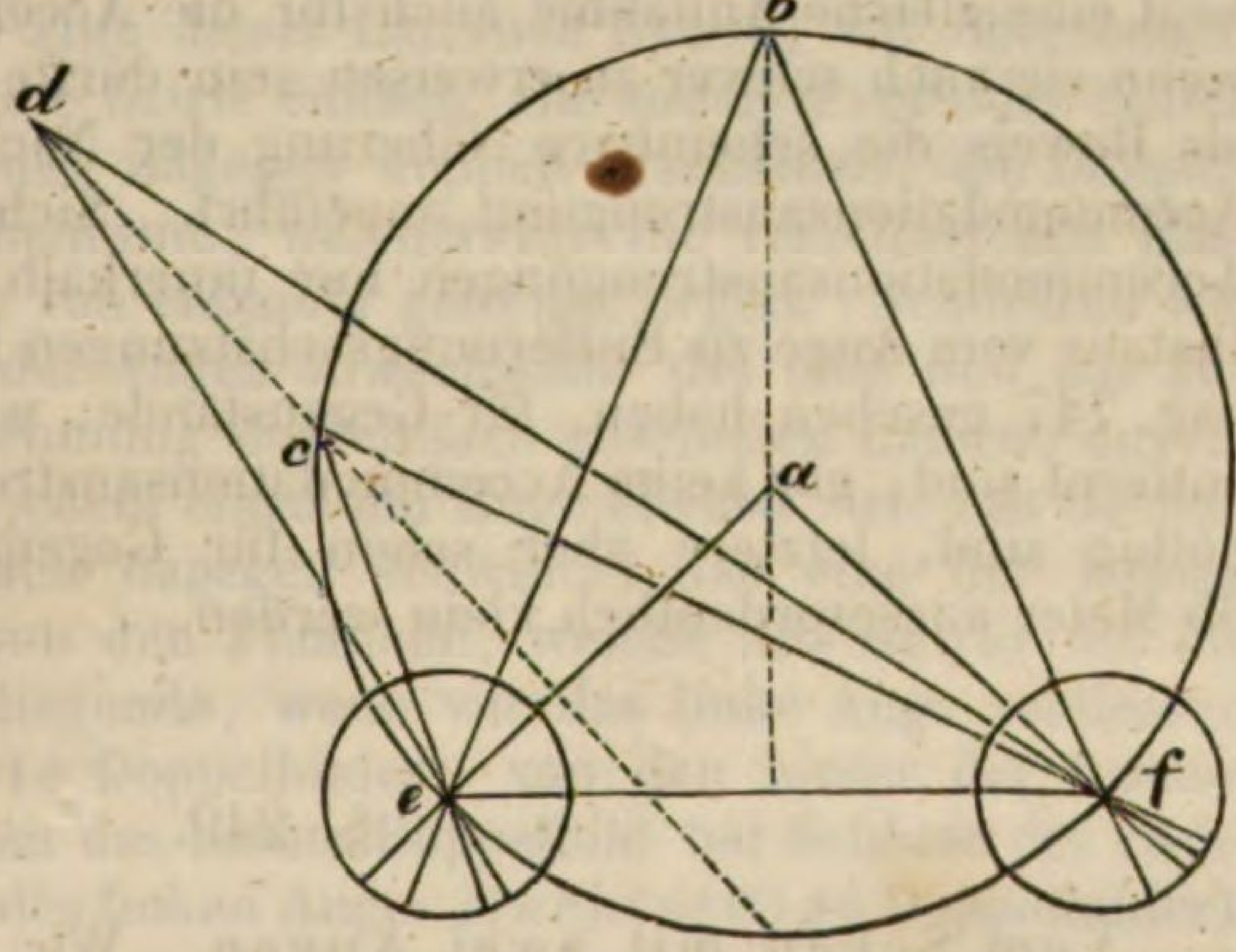
hieraus, dass wir durch jene Messungsmethoden allein kein richtiges Urtheil über die reellen Grössenverhältnisse von Objecten, die sich in verschiedenen Entfernungen vom Auge befinden, erhalten können, richtig nur die relative Grösse zweier in gleichem Abstand befindlicher Objecte beurtheilen. Wir werden dem wirklichen Grössenverhältniss entsprechend *ab* kleiner als *AB* schätzen, fälschlich aber *AB*, *CD* und *EF*, die verschieden gross sind, gleich gross, *ab* kleiner als *EF* wahrnehmen, obwohl es in Wirklichkeit ebenso gross ist. Um daher richtige Urtheile über die relativen Grössen hintereinanderliegender Objecte zu bilden, muss die Vorstellung die Entfernung mit in Rechnung bringen; dies kann sie nur, nachdem sie die Erfahrung gemacht hat, dass ein und dasselbe Object unter einem um so kleineren Sehwinkel erscheint, je entfernter es vom Auge ist, nachdem sie gelernt hat, irgend ein mit der Entfernung proportional sich änderndes Moment bei den Gesichtswahrnehmungen selbst auf die Entfernung des Objectes zu beziehen, daraus ein Urtheil über die Grösse der Entfernung zu deduciren. Ein Kirchthurm wird bei gewisser Entfernung unter demselben Sehwinkel erscheinen, als eine im Nahepunkt des Auges befindliche Stecknadel, beide Messungsmethoden lehren uns diese Gleichheit des Sehwinkels, also der scheinbaren Grösse, und doch steht scheinbar gleichzeitig mit der Empfindung das richtige Urtheil fertig vor dem Bewusstsein, dass der Kirchthurm sehr entfernt vom Auge und unendlich grösser als die Stecknadel ist. So schnell und unbewusst verläuft die logische Schlussfolgerung, welche zwischen Empfindung und dem fertigen Urtheil, welches in das flächenhafte Netzhautbild die Dimension der Tiefe einträgt, liegt, dass wir die Kluft zwischen beiden und die Brücke, welche darüber führt, übersehen, die Empfindung und jene Endvorstellung, zwei so differente Processe, für eins halten. Werfen wir einen kurzen Blick auf die bezeichnete Ideenbrücke und die Hülfsmittel, welche sie bauen.

Ursprünglich ist unser Sehen ein flächenhaftes, wir lernen zunächst das Nebeneinandersetzen der Einzeleindrücke auf die Netzhaut, bevor wir sie auch nach der Dimension der Tiefe hintereinander in der Vorstellung ordnen lernen. Ein Blindgeborner, der später plötzlich sehen lernte, sah daher auch Alles flächenhaft, konnte Scheibe und Kugel, Dreieck und Pyramide nicht unterscheiden, die relativen Entfernungen der Gesichtsobjecte nicht taxiren. Sind wir in unserer Kindheit, wie öfter schon erwähnt, mit Hülfe bewusster Bewegungen zunächst zur Vorstellung des Raumes ausser uns, der Objecte in diesem Raum, und der drei Dimensionen des Raumes gelangt, dann erst können wir Vorstellungen von der Tiefe des objectiven Sehfeldes und der Entfernung der Gesichtsobjecte bilden lernen. Wir prägen uns die aus den Muskelgefühlen erkannten Grössen der Bewegungen ein, welche erforderlich sind, um von einem Object zum anderen im Raume zu gelangen, sei es, dass wir bei kleinen Entfernungen nur den tastenden Finger von einem bis zur Berührung mit dem anderen bewegen, sei es, dass wir den ganzen Körper durch den Raum bewegen. Dabei überzeugen wir uns, dass ein

und dasselbe Object um so kleiner von dem Auge empfunden wird, je grösser jenes Bewegungsquantum ist. Wir prägen uns für bestimmte Objecte eine Scala der successiven Sehwinkelgrössen für die vorgestellten entsprechenden Bewegungsgrössen ein, und knüpfen an jedes Glied der Scala eine Vorstellung von der Lage des Objectes im Raume und seiner Entfernung von uns. Sehen wir eine Allee hinab, so nehmen wir mit Hülfe der oben beschriebenen Methoden die successive Verkleinerung der gleichzeitig gesehenen Bäume wahr; wissen wir nun schon aus früherer Erfahrung, wie sich mit einem bestimmten aus den Bewegungsgefühlen erkannten Abstand der Bäume deren scheinbare Grösse für das Auge ändert, so schätzen wir ohne Weiteres aus den relativen Grössen des hintersten und des uns zunächst befindlichen Baumes die Länge der Allee. Die Entfernung des Mondes können wir nicht wahrnehmen, weil wir keine durch Erfahrung gewonnene Vorstellung von der Grösse, welche er in der Nähe für das Auge haben würde, besitzen. Auf dem Meere, unter Schneebergen verlässt uns ebenfalls alle Schätzung der Entfernung. Der Horizont dünkt uns auf dem Meere nahe, die vor uns ausgebreitete Fläche viel zu klein, bis ein am Horizont auftauchendes Schiff, ein Object also, von dessen Grösse in der Nähe wir eine Vorstellung haben, unsere Schätzung der Entfernung mit einem überraschenden Sprunge beträchtlich erweitert. Befinden wir uns in den Alpen auf einem Punkt, wo nur nackte Felsen, Schneeberge und Gletscher im Sehfeld sich darstellen, so täuschen wir uns in unseren Vorstellungen von Grösse und Entfernung in ungeheurem Grade; wir glauben oft einen Stein über einen Gletscherstrom hinwegwerfen zu können, welcher in Wirklichkeit Stunden breit ist, einen Gipfel in wenigen Minuten erreichen zu können, dessen Besteigung Tage erfordert. Der Grund der Täuschung ist derselbe, es fehlt uns ein bekanntes Object als Anhaltepunkt für unser Urtheil; wüchse mit einem Male eine Baumallee aus dem Gletscher heraus, so würde mit einem Schlage in unserer Vorstellung der vermeintlich schmale Strom zu seiner wirklichen Breite sich ausdehnen.

Die Schätzung der Entfernung wird indessen nicht ausschliesslich auf dem angedeuteten ziemlich weiten Umwege der Combination gewonnen; es giebt auch für die Vorstellung der Entfernung eine Sinnesempfindung, aus welcher sie auf kürzerem directen Wege abgeleitet wird, und zwar begegnen wir hier abermals den Muskelgefühlen als Hülfslehrern des Gesichtssinnes. Wir werden sehen, dass wir beim gleichzeitigen Sehen mit zwei Augen die Achsen derselben so richten, dass sich ihre Verlängerungen in dem fixirten Objectpunkt kreuzen, das Bild des letzteren also in beiden Augen auf den gelben Fleck fällt. Hieraus folgt, dass die Augenachsen bei Betrachtung eines unendlich fernen Punktes parallel gestellt sein werden, d. h. ihre Verlängerungen sich erst in unendlicher Ferne schneiden, der Winkel, welchen beide mit einander bilden, aber um so grösser werden muss, je näher das fixirte Object dem Auge liegt. Die inneren geraden Augenmuskeln sind es, welche durch ihre grössere oder geringere Verkürzung die verschiedenen Convergenzgrade der Augenachsen herbeiführen, und zugleich für jeden Con-

tractionsgrad ein Muskelgefühl von bestimmter Qualität und Intensität erwecken, ein um so intensiveres, je stärker sie verkürzt, je näher also das betrachtete Object dem Auge liegt. Auf dem Wege der Erfahrung lernen wir diese Muskelgefühle interpretiren, auf die zugehörigen Entfernungen der Objecte beziehen, so dass sie für den erzogenen Gesichtssinn in einem von der Uebung abhängigen Grade der Feinheit an jede Gesichtswahrnehmung eine Vorstellung von der Entfernung anknüpfen. Die Genauigkeit der Entfernungsschätzung aus diesen Muskelgefühlen hat gewisse Gränzen, ihre Anwendbarkeit gewisse Beschränkungen. Erstens können wir mit diesem Hülfsmittel nur die relativen Entfernungen von Objecten, welche in gleicher Richtung zu den Augen, auf einer geraden Linie hintereinander liegen, vergleichen, wie folgende geometrische Betrachtung lehrt (J. Mueller). Bringen wir, wie die Figur zeigt, die Augenachsen zunächst in *a* und dann in *b* zur Kreuzung, so werden wir aus den begleitenden Muskelgefühlen richtig die Vorstellung bilden, dass *a* uns näher als *b* liegt. Der Convergenzwinkel der Augenachsen in *b* ist als Peripheriewinkel halb so gross, als der Convergenzwinkel in *a*, welcher der Centrumwinkel auf gleicher Sehne ist. Bringen wir dagegen die Achsen erst in *b* und dann in *c* zur Kreuzung, so müssten nach dem Muskelgefühl allein *b* und *c* gleichweit entfernt erscheinen, da die Winkel der Achsen in *b* und *c* als Peripheriewinkel auf derselben Sehne gleich sind. Die relative Entfernung von *c* und *d* werden wir dagegen wieder richtig aus den Muskelgefühlen beurtheilen können. Zweitens muss nothwendig die Feinheit der Entfernungsschätzung aus diesen Gefühlen mit dem absoluten Abstand der auf ihre relative Entfernung verglichenen Objecte vom Auge beträchtlich abnehmen. In unmittelbarer Nähe des Auges treten grosse Veränderungen der Augenstellung schon bei geringen relativen Abständen zweier nacheinander fixirter Objecte ein, in grosser Entfernung vom Auge dagegen selbst bei grossen relativen Abständen nur kleine Veränderungen. Fixiren wir z. B. zunächst einen 20 Zoll von den Augen entfernten Gegenstand *a*, so müssen wir den Convergenzwinkel der Augenachsen beträchtlich verändern, wenn wir sie auf einem 10 Zoll entfernten Object *b* zur Kreuzung bringen wollen. Ist dagegen *a* 100 Fuss vom Auge entfernt, und *b* liegt ebenso weit, wie vorher, also 10 Zoll vor *a*, so wird jetzt, um die Achsen von *a* auf *b* zu stellen, eine



so geringe Veränderung ihres Winkels, also eine so minutiöse Contraction der inneren Augenmuskeln erforderlich sein, dass wir schwerlich aus dem Unterschied der Muskelgefühle eine richtige Vorstellung von dem relativen Abstand von *a* und *b* zu gewinnen im Stande sind.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass es auch bei dem einäugigen Sehen in verschiedene Entfernungen ein Muskelgefühl von veränderlicher Intensität giebt, aus welchem wir Vorstellungen von den Entfernungen der fixirten Gegenstände bilden lernen, und zwar das Muskelgefühl, welches die verschiedenen Grade der Accommodationsanstrengung begleitet. Kennen wir auch den Accommodationsmechanismus noch nicht genau, so sind es doch sicher Muskeln, und zwar willkührliche Muskeln, welche die Formveränderung der Linse beim Nahesehen bewerkstelligen. Da nun alle willkührlichen Muskeln des Körpers Muskelgefühle liefern, welche die Grundlagen der mannigfachsten Vorstellungen werden, so liegt eine gleiche Annahme auch für die Accommodationsmuskeln nahe, wenn sie auch schwer zu erweisen sein dürfte. Es wird unter Anderem als Beweis die scheinbare Näherung der Nachbilder bei willkührlicher Accommodationsanstrengung angeführt. Sicher aber könnten uns die Accommodationsanstrengungen nur innerhalb einer sehr beschränkten Distanz vom Auge zu Entfernungsschätzungen helfen, da, wie wir oben pag. 747 gesehen haben, für Gegenstände, welche weiter als 65 Meter entfernt sind, gar keine Accommodationsanstrengungen des Auges mehr nöthig sind, letztere aber schon für Gegenstände zwischen 25 und 65 Meter ausserordentlich klein werden.

§. 249.

Vom Sehen mit zwei Augen. Wir besitzen in unseren zwei Augen zwei im Normalzustand vollkommen gleich begabte Sinneswerkzeuge, deren jedes mit demselben dioptrischen Apparat, mit denselben Empfindungsapparaten, mit denselben Hülfs- und Schutzwerkzeugen ausgerüstet ist. Während im Vorhergehenden hauptsächlich die selbstständigen Leistungen, deren jedes für sich fähig ist, erörtert wurden, wenden wir uns jetzt zur Erklärung der unter gewöhnlichen Verhältnissen immer stattfindenden gleichzeitigen Thätigkeit beider Augen, zur Untersuchung, wie weit und nach welchen Gesetzen die gleichzeitig in beiden erzeugten Empfindungen und die daran sich knüpfenden Vorstellungen verschmelzen, wie weit sie isolirt nebeneinander bestehen bleiben. Die tägliche Erfahrung lehrt uns schon, dass wir bei gleichzeitiger Anwendung beider Augen aus den Gesichtswahrnehmungen unmittelbar gar nicht zur Erkenntniss der Duplicität der Wahrnehmungsorgane kommen, da wir trotz derselben nicht ein doppeltes, sondern ein einfaches objectives Sehfeld in der Vorstellung bilden, in welchem sich auf keine Weise die Sondergebiete beider Augen von einander abgränzen, in welchem wir ohne directe Versuche nicht einmal die Theile erkennen, welche wirklich ausschliesslich dem einen oder dem anderen Auge angehören, in welchem

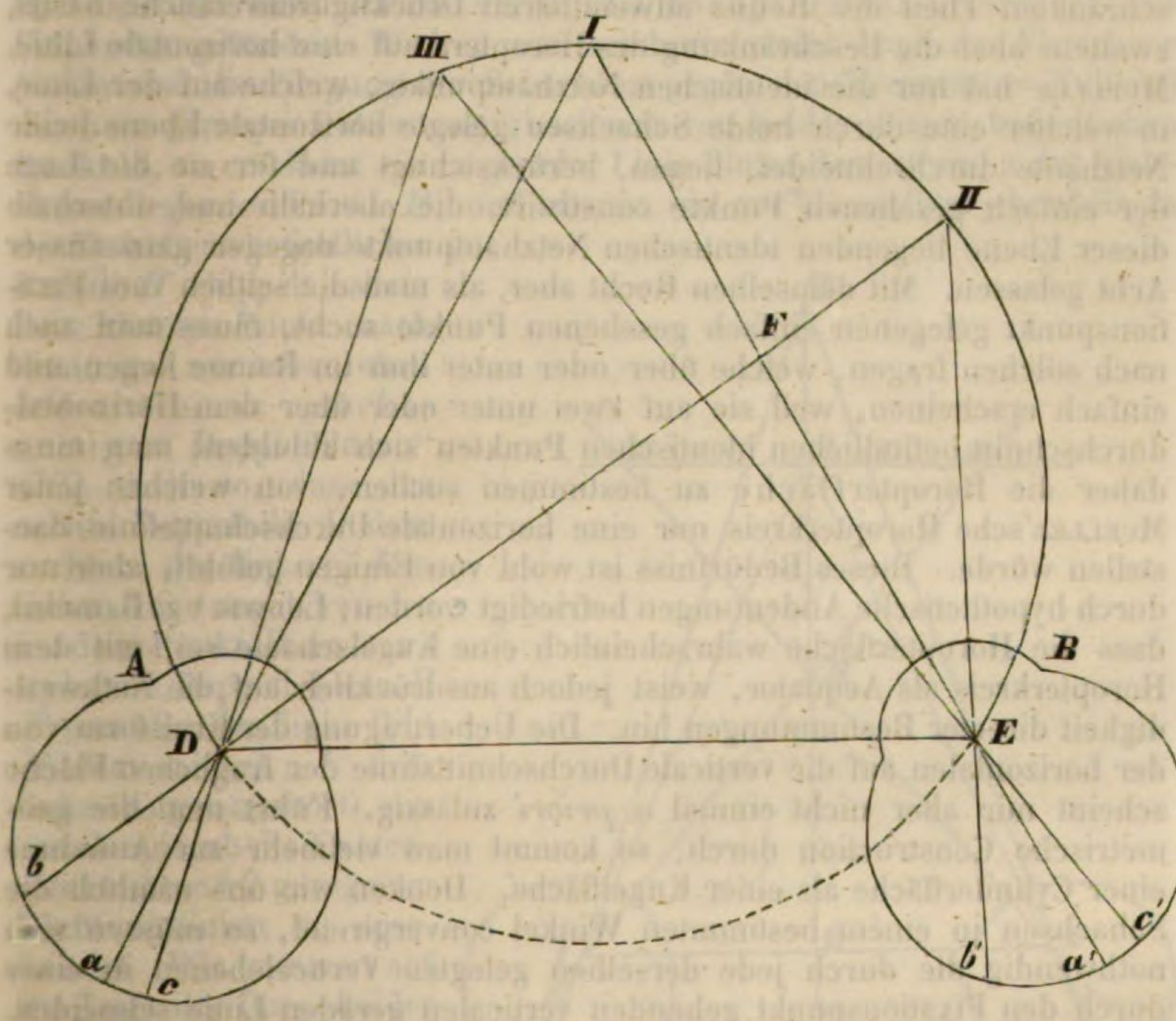
wir sogar ohne besondere Aufmerksamkeit und Uebung die evidenten Beweise für die ursprüngliche Duplicität der Wahrnehmungen, die Doppelbilder, welche stets nach sogleich zu erörternden Gesetzen vorhanden sind, gänzlich übersehen.

Fixiren wir irgend einen leuchtenden Punkt, der in beliebiger Entfernung vor uns liegt, mit beiden Augen, so erscheint er uns einfach, trotzdem dass in jedem Auge ein Bild desselben entworfen wird und erregend auf die getroffenen Nervenenden wirkt. Wenden wir nun, während wir den Punkt unverrückt fixiren, unsere Aufmerksamkeit auf die übrigen im Sehfeld liegenden, seitlich, über oder unter dem fixirten Punkte erblickten Objecte, so erkennen wir bei genauerer Prüfung, dass die grosse Mehrzahl derselben doppelt, nur eine beschränkte Zahl einfach, wie der fixirte Punkt gesehen wird. Am besten gelingt uns diese Wahrnehmung, wenn wir z. B. Abends eine lange von Laternen erhellte Strasse hinabblicken, und eine dieser Laternen fixiren; wir überzeugen uns dann leicht, dass nur die fixirte einfach, alle anderen vor oder hinter derselben gelegenen Laternen dagegen doppelt erscheinen, die Doppelbilder durch einen Zwischenraum, welcher für die verschiedenen Entfernungen verschieden ist, von einander getrennt liegen. Schliessen wir bei unverrückter Stellung der Augen abwechselnd das eine und das andere, so bleibt die Wahrnehmung der einfach gesehenen Laterne unverändert, wir sehen sie mit jedem einzelnen Auge ebenso, wie mit beiden, von allen übrigen Flammen dagegen schwindet das eine der beiden Doppelbilder, und zwar von den Flammen, welche uns näher als die fixirte liegen, das rechts liegende, wenn wir das linke Auge schliessen und umgekehrt (verkehrte Doppelbilder), von den hinter der fixirten liegenden Flammen dagegen das rechte Doppelbild bei Schluss des rechten, das linke bei Schluss des linken Auges (rechtseitige Doppelbilder). Es fragt sich nun, unter welchen Bedingungen sehen wir ein Object mit beiden Augen einfach, unter welchen doppelt, und zweitens, auf welche Weise kommt unter den empirisch gefundenen Bedingungen das Einfachsehen trotz der Gegenwart zweier Netzhautbilder zu Stande?

Die nächste Ursache des Einfachsehens eines Objectes kann nur darin zu suchen sein, dass dessen Bild auf Stellen der beiden Netzhäute fällt, deren Erregung, mithin die daraus hervorgehende Empfindung, die Seele zur Bildung einer und derselben Ortsvorstellung bestimmt, so dass sie die objectivirte Ursache der Empfindung oder der beiden Empfindungen an einer und derselben Stelle des vorgestellten äusseren Raumes sucht, also die Empfindung auf ein Object bezieht. Das Doppeltsehen wird dann eintreten, sobald ein Gegenstand sein Bild auf solchen Stellen der einen und der anderen Netzhaut entwirft, deren Erregung zu differenten Ortsvorstellungen führt. In der That lässt sich nun beweisen, dass zu jedem einzelnen Punkt der Netzhaut des einen Auges im anderen Auge ein bestimmter zugehöriger Netzhautpunkt existirt, welcher, mit ersterem gleichzeitig erregt, die congruirende Ortsvorstellung, also das Einfachsehen des beide erregenden Lichtpunktes bedingt. Man nennt diese zusammengehörigen Punkte beider Netzhäute identische oder

zugeordnete Netzhautpunkte.[1] Die einfachste und bis vor Kurzem ausschliesslich angewendete Methode, an den eigenen Augen die identischen Netzhautstellen aufzufinden, ist von J. Mueller angegeben. Drücken wir mit dem Finger auf irgend eine über, unter, nach aussen oder innen von der Cornea gelegene Stelle des einen Augapfels, so entsteht, wie schon erwähnt, die Empfindung eines Lichtkreises, welchen wir dem Druck diametral gegenüber im äusseren Raume suchen. Drücken wir nun eine bestimmte Stelle des einen Auges, und gleichzeitig eine Stelle des anderen Auges, so sehen wir zwei feurige Kreise, sobald wir differente Netzhautstellen drücken, dagegen nur einen einfachen Kreis, wenn wir identische Stellen drücken. Auf diese Weise finden wir leicht, dass der obere Theil des einen Auges mit dem oberen des anderen, der untere des einen mit dem unteren des anderen, der innere des einen mit dem äusseren des anderen identisch ist. Wir sehen also einen doppelten Kreis, wenn wir beide äussere Augenwinkel drücken, einen einfachen, wenn wir den äusseren Theil des rechten, den inneren des linken Auges drücken; die Lichtfigur bleibt einfach, wenn wir in letzterem Falle auf dem linken Auge um ebensoviel mit dem drückenden Finger gerade nach aussen fortrücken, als auf dem rechten Auge nach innen, und umgekehrt. Denken wir uns beide Netzhäute übereinander gelegt, so dass sie sich vollkommen decken, so decken sich auch die identischen Stellen derselben; denken wir uns beide Netzhäute, die Endpunkte der Sehachse (also die gelben Flecke) als Pole betrachtet, durch Meridiane und Parallelkreise in gleicher Weise eingetheilt, so sind identische Stellen solche, die unter gleichen Meridianen und gleichen Parallelkreisen liegen. Es sind identisch die beiden Pole, also die Fusspunkte der beiden Sehachsen, identisch die Stellen, die in beiden Netzhäuten um ebensoviel Grade nach rechts oder links, oben oder unten von den Polen entfernt sind; es sind aber z. B. nicht identisch die beiden Eintrittsstellen der Sehnerven, weil sie zwar gleichweit, aber nicht in entgegengesetzten Richtungen, sondern beide nach innen von den Polen liegen. Fixiren wir irgend einen leuchtenden Punkt mit beiden Augen, so sehen wir ihn einfach, weil wir beide Augenachsen so richten, dass sie in dem Punkte sich schneiden, mithin sein Bild in jedem Auge auf den Pol der Retina, also auf identische Stellen fällt. Gleichzeitig mit dem fixirten Punkt müssen alle diejenigen Punkte einfach erscheinen, deren Bilder auf identische, seitlich von den Polen gelegene Netzhautstellen fallen. Nach Joh. Mueller lässt sich nun auf folgendem Constructionswege die Lage dieser Punkte bei gegebenem Fixationspunkt bestimmen, und daraus durch eine geometrische Beweisführung ein allgemeines Gesetz ableiten. I sei ein Leuchtpunkt, den wir mit den beiden Augen A und B fixiren, in welchem wir also die beiden Sehachsen aI und $a'I$ sich schneiden lassen. Der Punkt I erscheint einfach, weil die Punkte a und a', auf welche sein Bild fallen muss, als Netzhautpole identisch sind. Nach dem Erörterten wird nun z. B. der Punkt b der einen Netzhaut mit b' der anderen identisch sein, weil beide gleichweit in gleicher Richtung von den Polen entfernt liegen; ein gleichzeitig in b und b' sich abbildender Objectpunkt muss also ebenso einfach

erscheinen. Diesen Punkt finden wir, wenn wir von b und b' aus durch die respectiven Knotenpunkte D E (der reducirten Augen) die Richtungslinien, auf welchen alle möglichen in b und b' sich abbildenden Punkte liegen müssen, ziehen; wo diese beiden Richtungslinien sich schneiden, also in II, liegt der gesuchte Objectpunkt. Ebenso sind c und c' identisch, und nach demselben Verfahren finden wir in III den in ihnen sich abbildenden einfach gesehenen Punkt; auf diese Weise können wir die einfach gesehenen Punkte für alle möglichen Paare identischer Netzhautpunkte durch Construction bestimmen. Die Linie, auf welcher die Punkte I, II und III und alle übrigen gleichzeitig mit I ein-



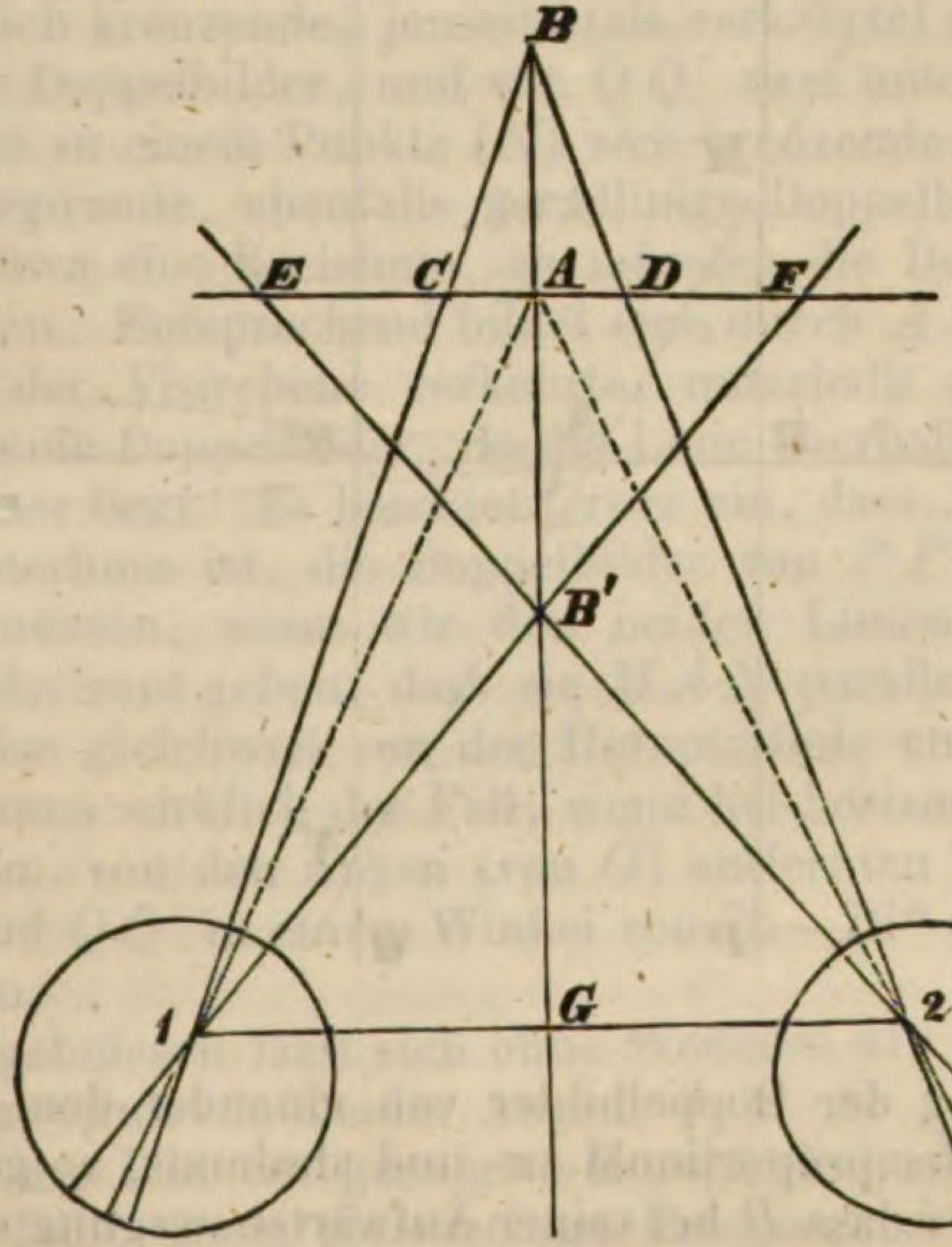
fach gesehenen in derselben Ebene befindlichen Punkte liegen, ist von J. Mueller mit dem Namen des **Horopters** (welcher früher eine andere Bedeutung nach Aguilonius hatte) bezeichnet worden, und J. Mueller hat zu beweisen gesucht, dass diese Linie in allen Fällen eine durch den Fixationspunkt und die Knotenpunkte der beiden Augen gelegte Kreislinie ist. Der Mueller'sche Beweis ist kurz folgender: Da die Entfernung $ab = a'b'$, ist $\angle aDb = a'Eb'$, folglich auch $\angle IDII = IEII$, ebenso $\angle IFD = IIFE$, folglich auch $\angle DIE = DIIE$. Auf gleiche Weise ist zu beweisen, dass der Winkel $DIIIE = DIE$ und $= DIIE$.

Die Linie *III I II* muss demnach eine Kreislinie sein, da nach bekannten geometrischen Gesetzen nur eine Kreislinie die Eigenschaft hat, dass auf einer Sehne derselben (*DE*) gegen die Peripherie errichtete Dreiecke an der Peripherie gleiche Winkel haben. Der Horopter stellt demnach immer einen Kreis dar, welcher um so grösser, je entfernter das fixirte Object von den Augen.

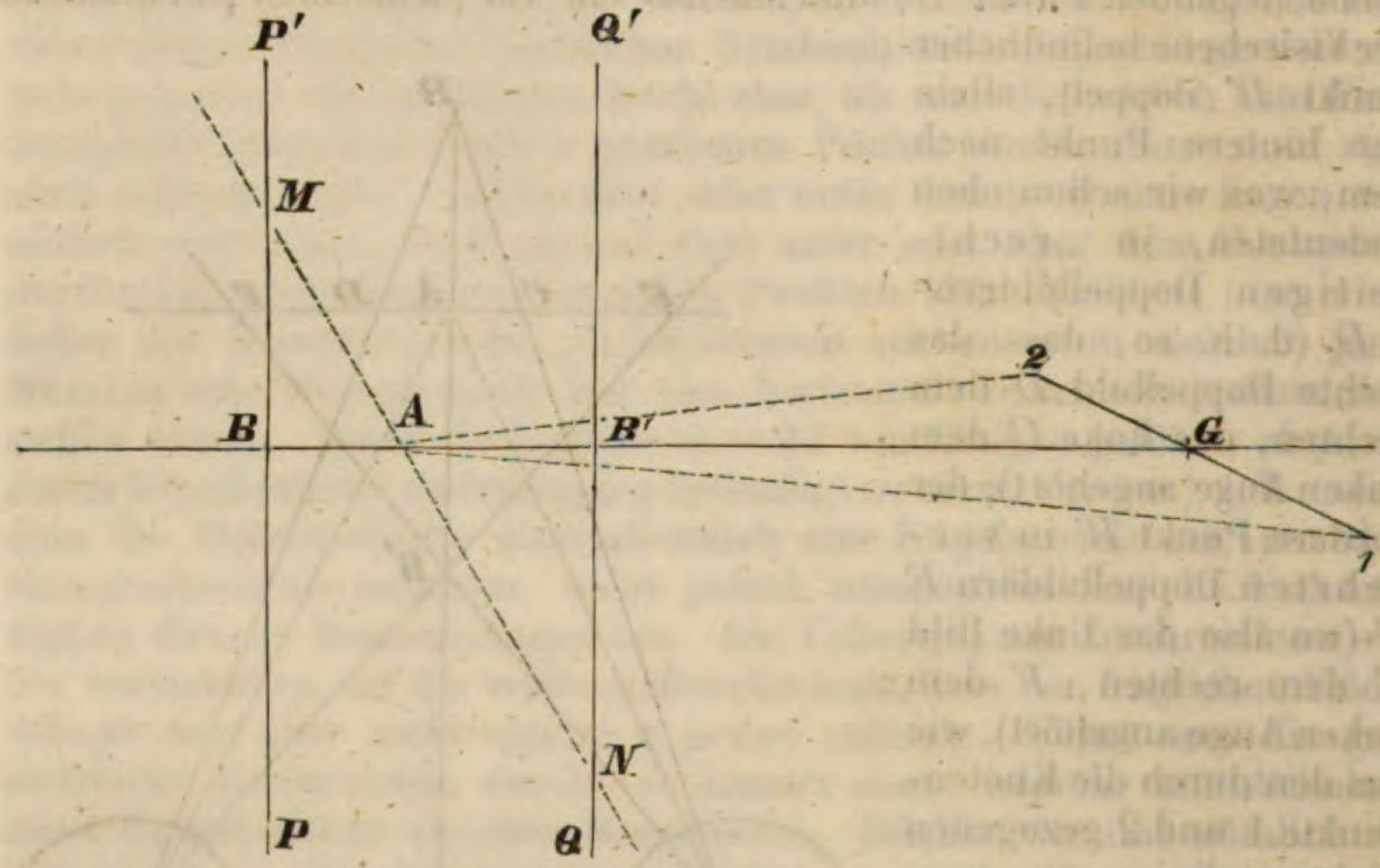
Diese Mueller'sche Horopterlehre und ihr geometrischer Beweis hatte bis jetzt ausschliessliche Geltung in der Physiologie, obwohl zweierlei an derselben auffallend und unbefriedigend erscheinen musste: erstens der Umstand, dass sich der Vordersatz von der vollkommenen Congruenz der identischen Stellen nur auf die ungenauen und nur auf einen beschränkten Theil der Retina anwendbaren Druckfigurenversuche basirt, zweitens aber die Beschränkung des Horopters auf eine horizontale Linie. Mueller hat nur die identischen Netzhautpunkte, welche auf der Linie, in welcher eine durch beide Sehachsen gelegte horizontale Ebene beide Netzhäute durchschneidet, liegen, berücksichtigt und für sie die Lage der einfach gesehenen Punkte construirt, die oberhalb und unterhalb dieser Ebene liegenden identischen Netzhautpunkte dagegen ganz ausser Acht gelassen. Mit demselben Recht aber, als man die seitlich vom Fixationspunkt gelegenen einfach gesehenen Punkte sucht, muss man auch nach solchen fragen, welche über oder unter ihm im Raume liegen und einfach erscheinen, weil sie auf zwei unter oder über dem Horizontaldurchschnitt befindlichen identischen Punkten sich abbilden; man muss daher die Horopterfläche zu bestimmen suchen, von welcher jener Mueller'sche Horopterkreis nur eine horizontale Durchschnittslinie darstellen würde. Dieses Bedürfniss ist wohl von Einigen gefühlt, aber nur durch hypothetische Andeutungen befriedigt worden; Ludwig[2] z. B. meint, dass die Horopterfläche wahrscheinlich eine Kugelschaale sei, mit dem Horopterkreis als Aequator, weist jedoch ausdrücklich auf die Nothwendigkeit directer Bestimmungen hin. Die Uebertragung der Kreisform von der horizontalen auf die verticale Durchschnittslinie der fraglichen Fläche scheint mir aber nicht einmal *a priori* zulässig. Führt man die geometrische Construction durch, so kommt man vielmehr zur Annahme einer Cylinderfläche als einer Kugelfläche. Denken wir uns nämlich die Sehachsen in einem bestimmten Winkel convergirend, so müssen sich nothwendig die durch jede derselben gelegten Verticalebenen in einer durch den Fixationspunkt gehenden verticalen geraden Linie schneiden. In derselben Linie müssen sich aber auch die in diese Ebenen verlaufenden Richtungslinien, welche man von gleichweit oberhalb oder unterhalb der Pole gelegenen Netzhautpunkten durch die Knotenpunkte zieht, schneiden; folglich, wenn diese Netzhautpunkte identisch sind, müssen die mit dem Fixationspunkt gleichzeitig einfach gesehenen Punkte in gerader Verticallinie über oder unter ihm liegen, aber keinesfalls im Kreise.

Vor Kurzem hat nun G. Meissner,[3] angeregt durch frühere Versuche von Baum, auf directem experimentellen Wege die Lage der identischen Netzhautpunkte und somit die Form der Horopterfläche zu bestimmen gesucht; die Resultate, welche seine interessanten Versuche gegeben,

sind ausserordentlich überraschende. Wir schicken der Mittheilung derselben voraus, dass wir mit MEISSNER als „Visirebene" die durch die Sehachsen gelegte Ebene (in welcher also der fixirte Punkt und MUELLER's Horopterkreis liegt), als „horizontalen Meridian" die Linie, in welcher die Visirebene jede Netzhaut schneidet, als „verticalen Meridian" die Linie, in welcher eine durch die Sehachse senkrecht zur Visirebene gelegte Ebene die Retina schneidet, bezeichnen. Um die Form der gesuchten Horopterfläche zu bestimmen, wird es genügen, ausser der durch den Fixationspunkt gelegten horizontalen Durchschnittslinie derselben (dem MUELLER'schen Horopter) auch die verticale, ebenfalls durch den Fixationspunkt gelegte Durchschnittslinie zu bestimmen. MEISSNER hat zunächst die verticale Horopterlinie untersucht und Folgendes gefunden. Fixiren wir bei horizontaler Lage der Visirebene (wenn also die Neigung der Sehachsen gegen den Horizont = Null ist) einen in geringer Entfernung gleichweit von beiden Augen befindlichen Punkt A, so erscheint ein in gerader Linie hinter demselben in der Visirebene liegender Punkt B, und ebenso ein vor demselben ebenfalls in der Visirebene befindlicher Punkt B' doppelt, allein der hintere Punkt nach dem, was wir schon oben andeuteten, in „rechtseitigen Doppelbildern" CD (d. h. so, dass das rechte Doppelbild D dem rechten, das linke C dem linken Auge angehört), der vordere Punkt B' in verkehrten Doppelbildern E F (wo also das linke Bild E dem rechten, F dem linken Auge angehört), wie aus den durch die Knotenpunkte 1 und 2 gezogenen Richtungslinien zu ersehen ist. Wir kommen auf die Lage der Doppelbilder zurück; hier nur vorläufig, dass die scheinbare Distanz zwischen ihnen, also die Entfernungen CD und EF, von dem Abstand der Punkte B und B' vom Fixationspunkt A abhängen. Läge B weiter hinter A, so würden C und D nach aussen rücken, wir also die Doppelbilder weiter auseinandergerückt wahrnehmen. Wird nun unter den vorausgesetzten Bedingungen, bei unverrückter Fixation von A der Punkt B allmälig gerade nach aufwärts, also in senkrechter Richtung gegen die Visirebene bewegt, so beobachtet man, dass die Doppelbilder desselben allmälig



zusammenrücken, und bei einer gewissen Höhe von B über der Visirebene sich decken, B also einfach gesehen wird. Bewegt man B noch weiter aufwärts, so rücken die Bilder wieder auseinander, aber die vorher rechtseitigen Doppelbilder sind nun verkehrte. Bewegt man B aus der Visirebene abwärts, so rücken seine rechtseitigen Doppelbilder immer weiter auseinander, bis sie aus dem Gesichtsfeld schwinden. Bewegt man umgekehrt B' gerade nach abwärts, senkrecht gegen die Visirebene, so rücken dessen verkehrte Doppelbilder sich immer näher, decken sich endlich bei einer gewissen Tiefe von B' unter der Visirebene, und rücken bei weiterer Abwärtsbewegung wieder auseinander, aber als rechtseitige Doppelbilder. Bewegt man B' aufwärts, so rücken seine verkehrten Doppelbilder immer weiter auseinander. In beifolgender Zeichnung ist die horizontale Visirebene, welche durch die Punkte 1 2 A bestimmt wird, perspectivisch dargestellt, während eine durch $B\,A\,B'\,G$ gelegte Verticalebene in die Ebene des Papiers fällt. Da nun die Ent-

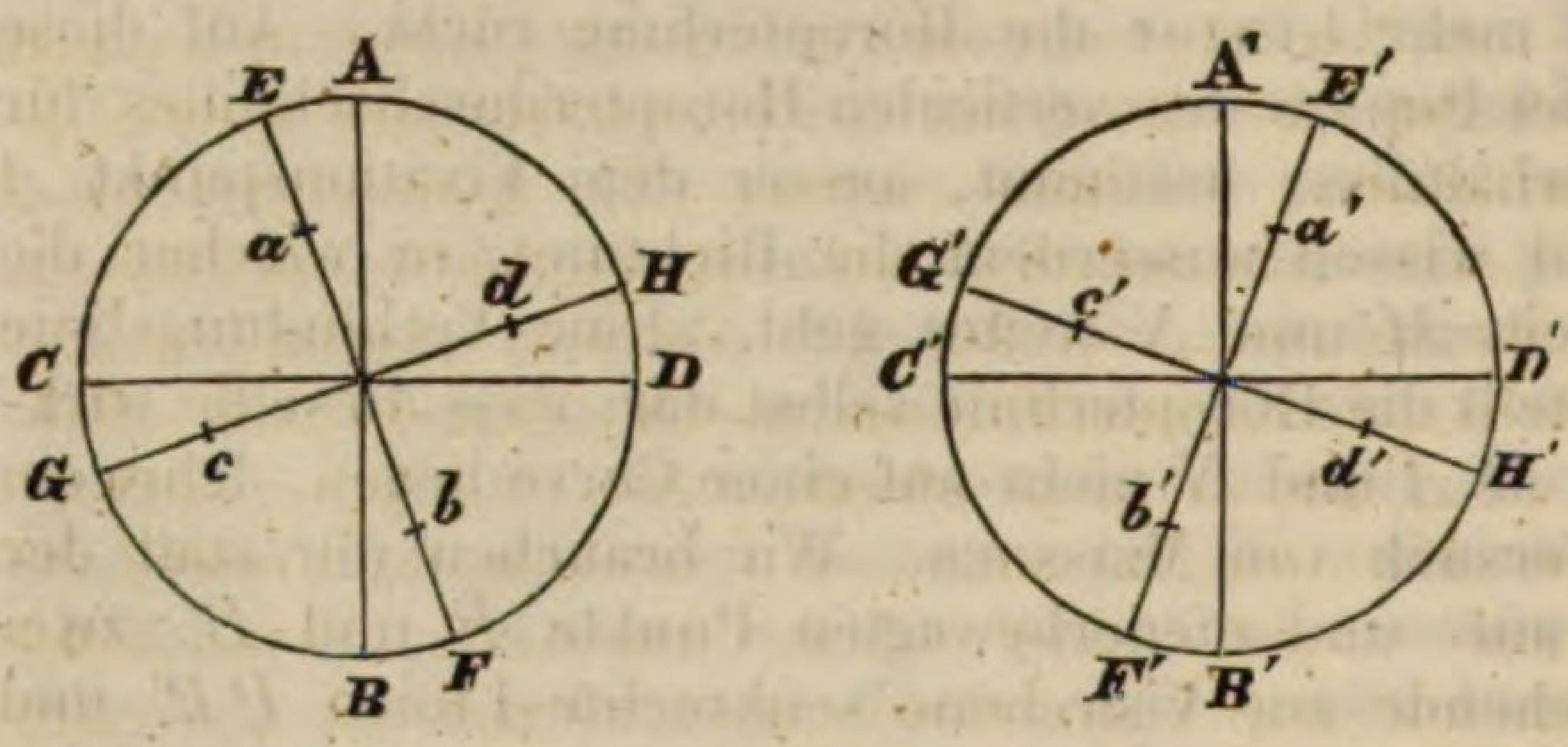


fernung der Doppelbilder von einander dem Abstand des Objectes vom Horopter proportional zu- und abnimmt, so geht aus jener Beobachtung hervor: dass B bei seiner Aufwärtsbewegung sich in dem Grade, als seine Doppelbilder sich nähern, dem Horopter nähert; dass es im Horopter selbst liegt, sobald die Doppelbilder sich decken. Erscheint B einfach, wenn es in M angekommen ist, so muss M ein Punkt der verticalen Horopterlinie sein; erscheint es jenseits M wieder doppelt, und zwar in verkehrten Doppelbildern, so muss es vor die Horopterlinie gerückt sein, und da die Doppelbilder sich weiter und weiter trennen, immer weiter vor den Horopter zu liegen kommen, je höher wir es bewegen. Umgekehrt ergiebt sich für B' aus der Näherung seiner verkehrten Doppel-

bilder, dass es sich bei der Abwärtsbewegung der Horopterlinie nähert, in N, wo es einfach erscheint, in der Horopterlinie selbst liegt, und jenseits N, wo die rechtseitig gewordenen Doppelbilder wieder auseinanderweichen, mehr und mehr hinter die Horopterlinie rückt. Auf diese Weise haben wir drei Punkte des verticalen Horopterdurchschnittes für die angegebenen Verhältnisse bestimmt, ausser dem Fixationspunkt A noch M und N, und wissen ausserdem die Richtung, in welcher die gesuchte Linie jenseits M und N weiter geht. Eine Verbindungslinie dieser drei Punkte stellt die Horopterlinie selbst dar; dass dieselbe wirklich eine gerade ist, MA und N nicht auf einer Curve liegen, lehrt ein weiterer einfacher Versuch von Meissner. Wir brauchen nur statt der indirect gesehenen auf- und niederbewegten Punkte B und B' zwei durch B und B' gehende zur Visirebene senkrechte Linien PP' und QQ' zu betrachten, während man unter gleichen Verhältnissen A fixirt. Wäre die Horopterlinie eine durch A gehende, auf der Visirebene senkrechte Linie, so würden wir von PP' zwei parallele rechtseitige, von QQ' zwei parallele verkehrte Doppelbilder sehen. Statt dessen sehen wir von PP' zwei oberhalb der Visirebene convergirende in einem Punkte (M entsprechend) sich kreuzende, jenseits (als verkehrte) divergirende, aber geradlinige Doppelbilder, und von QQ' zwei unterhalb der Visirebene convergirende in einem Punkte (N) sich kreuzende, jenseits (als rechtseitige) divergirende, ebenfalls geradlinige Doppelbilder. Wäre MAN eine Curve, etwa eine Kreislinie, so müssten die Doppelbilder ebenfalls Curven bilden. Entsprechend bildet eine durch A selbst gelegte Verticale oberhalb der Visirebene verkehrte, unterhalb rechtseitige, von A aus divergirende Doppelbilder, da die Linie oberhalb vor, unterhalb hinter dem Horopter liegt. Es leuchtet ferner ein, dass, wenn MAN wirklich die Horopterlinie ist, die Doppelbilder von PP' und QQ' parallel erscheinen müssen, wenn wir den beiden Linien eine solche Neigung gegen den Horizont geben, dass sie MAN parallel verlaufen, in allen Punkten also gleichweit von der Horopterlinie entfernt liegen. Dies ist nach Meissner wirklich der Fall, wenn bei horizontaler Visirebene und einem 20 Cm. von den Augen (von G) entfernten Fixirpunkt A die Linien PP' und QQ' in einem Winkel von 75—76° gegen den Horizont geneigt werden.

Aus diesen Versuchsergebnissen lässt sich ohne Weiteres die Lage der identischen Netzhautpunkte beider Augen, d. h. die Linien, auf welche in jeder Retina das Bild der geneigten Horopterlinie MAN unter obigen Bedingungen fällt, deren gleichzeitige Erregung also die Wahrnehmung einer einfachen Linie vermittelt, ableiten. Meissner nennt diese Reihen identischer Netzhautpunkte verticale Trennungslinien, weil jede die betreffende Retina in zwei identische Hälften theilt, und weist nach, dass sie für den beschriebenen Fall nicht mit den verticalen Meridianen AB und $A'B$ der beiden in der umstehenden Figur auf eine Fläche projicirten Netzhäute zusammenfallen, also auch nicht senkrecht auf den horizontalen Meridianen CD und $C'D'$ stehen können, sondern durch Linien von der Lage EF und $E'F'$ dargestellt

werden. Es bedeutet dies, dass bei horizontaler Visirebene und der Fixation eines etwa 20 Cm. entfernten Punktes in dieser Ebene die identischen Netzhautpunkte auf diesen Linien in gleicher Höhe liegen, a demnach a' und b b' zugeordnet ist. Die Neigung der Trennungslinien gegen den Horizont fand Meissner für den speciellen Fall $= 88^0\,17'$.



Die Neigung der verticalen Horopterlinie und mithin auch die der Trennungslinien im Auge ändert sich, wie Meissner weiter ermittelt, mit zweierlei Bedingungen: erstens mit der Aenderung des Convergenzwinkels der Augenachsen, also mit der Entfernung (AG pag. 870) des Fixationspunktes von den Augen, zweitens mit der Aenderung der Neigung der Visirebene gegen den Horizont, und zwar in folgender Weise. Je kleiner der Convergenzwinkel bei unveränderter Neigung der Visirebene wird, je weiter also A vom Auge, desto mehr nähert sich die Horopterlinie der zur Visirebene senkrechten Richtung, desto mehr nähert sich der Winkel der Trennungslinien mit den horizontalen Meridianen einem rechten; bei unendlicher Entfernung von A, also paralleler Richtung der Augenachsen, steht die Horopterlinie vertical auf der Visirebene und die Trennungslinien fallen mit den verticalen Meridianen zusammen. Wird die Visirebene aus der vorher angenommenen horizontalen Lage bei unveränderter Entfernung des Fixationspunktes nach aufwärts geneigt, so wächst mit der vermehrten Neigung die Convergenz der Doppelbilder von PP' und ihr Kreuzungspunkt (M) rückt herab, woraus hervorgeht, dass die Trennungslinien sich von den verticalen Meridianen weiter entfernen, ihr Winkel mit den horizontalen kleiner wird, und die Neigung der Horopterlinie gegen die Visirebene zunimmt. Wird die Visirebene dagegen nach abwärts geneigt, so tritt das Umgekehrte ein, die Trennungslinien nähern sich den verticalen Meridianen, bis sie bei einer Neigung der Visirebene von etwa 45^0 nach unten, mit diesen zusammenfallen und daher die Horopterlinie senkrecht auf der Visirebene steht.

Ist diese von Meissner gefundene Veränderung der Lage der verticalen Trennungslinien, also der constanten Reihen identischer Punkte, mit der Veränderung der Convergenz und der Neigung der Augenachsen gegen den Horizont richtig, so folgt daraus ohne Weiteres, dass sich die Netzhäute bei den genannten Stellungsänderungen der Achsen um diese optischen Achsen drehen müssen, eine Rotation, welche Meissner unter Mithülfe der Obliqui zu Stande kommen lässt.[4]

In gleicher Weise wie die Beschaffenheit der verticalen Durchschnittslinie der Horopterfläche hat Meissner die der horizontalen

Durchschnittslinie, also des Horopters in Mueller's Sinne, untersucht. Wie es zwei verticale Trennungslinien giebt, muss es zwei horizontale Trennungslinien geben, welche die Netzhäute in zwei identische obere und untere Hälften theilen, und diese Linien müssen ebenfalls zwei Reihen constanter anatomischer Punkte darstellen, welche zu den Punkten der verticalen Linien eine bestimmte constante Lage haben. Hieraus folgt, dass diese horizontalen Trennungslinien sich genau ebenso drehen müssen, wie die verticalen, dass sie daher, wenn sie, wie sich wirklich aus den Versuchen ergiebt, rechtwinklig zu den verticalen stehen, nur dann mit den horizontalen Meridianen zusammenfallen werden, wenn die verticalen mit den verticalen Meridianen zusammenfallen, also bei paralleler Stellung der Sehachsen, oder einer Neigung derselben von 45^0 gegen den Horizont. Ist daher im gegebenen Fall die Neigung der verticalen Trennungslinien wie in EF und $E'F'$, so werden die horizontalen durch GH und $G'H'$ dargestellt, mit CD und $C'D'$ daher denselben Winkel bilden, als EF und $E'F'$ mit AB und $A'B'$; c ist mit c', d mit d' identisch. In diesem Falle und überhaupt bei jeder Augenstellung, bei welcher GH und $G'H'$ nicht mit den horizontalen Meridianen zusammenfallen, kann kein einziger Punkt der Visirebene, ausser dem Fixationspunkt, einfach gesehen werden, da alle Punkte dieser Ebene sich auf den horizontalen Meridianen, mithin auf nicht identischen Netzhautlinien abbilden. Daraus folgt weiter, dass bei allen diesen Stellungen der Netzhäute der Horopter gar keine Ausdehnung in die Breite haben kann, dass er für alle diese Fälle gar keine Fläche, sondern nur eine verticale Linie ist, da es keine Linie im Raume geben kann, deren Bilder auf die identischen Linien GH und $G'H'$ in beiden Augen fielen, dass also für diese Fälle auch von einem horizontalen Horopterdurchschnitt keine Rede sein kann. Eine Horopterfläche und einen horizontalen Durchschnitt derselben giebt es nur, wenn die Sehachsen parallel gerichtet, oder die Visirebene gegen den Horizont um 45^0 geneigt ist; in diesen zwei Fällen aber ist die mittlere horizontale Durchschnittslinie des Horopters eine Gerade, wie die verticale, und der Horopter selbst eine ebene Fläche, welche senkrecht zur Visirebene steht. Die Beweise für diese Sätze hat Meissner durch ganz analoge Versuche, wie die oben für die verticale Horopterlinie angeführten, geliefert, deren Detail im Original nachzusehen ist.

Das bisher erörterte Verhalten des Horopters gilt nur für symmetrische Augenstellungen, bei welchen also der fixirte Punkt gleichweit von beiden Augen entfernt liegt. Bei unsymmetrischen Augenstellungen, wenn der fixirte Punkt dem einen Auge näher liegt, als dem anderen, giebt es nach Meissner's Versuchen nicht einmal eine verticale Horopterlinie. Denken wir uns in der Figur pag. 869 die Linie BAG um G nach links gedreht, so dass der Fixationspunkt dem linken Auge näher liegt, und betrachten wir nun eine durch B zur horizontalen Visirebene senkrechte Linie, so erscheint dieselbe, wie früher, in rechtseitigen sich kreuzenden Doppelbildern, allein mit dem wichtigen Unterschied, dass erstens die Neigungen beider Doppelbilder verschieden, das dem linken

Auge angehörige Doppelbild ist weit weniger geneigt als das rechte (ersteres kann sogar vertical stehen, so dass nur das rechte geneigt ist), zweitens, dass der Kreuzungspunkt der Doppelbilder nicht einem und demselben Punkt des Objectes entspricht, sondern ein höherer Punkt des einen einen tieferen des anderen Doppelbildes deckt, mithin der Kreuzungspunkt nicht ein Punkt des Horopters, in welchem ein bestimmter Objectpunkt einfach erscheinen müsste, sein kann. Bei einer gewissen Neigung der indirect gesehenen Linie gegen die Visirebene werden auch jetzt die Doppelbilder parallel, allein sie erscheinen etwas gegeneinander verschoben, es liegen nicht gleichen Objectpunkten entsprechende Punkte in ihnen auf gleicher Höhe. Es giebt also keine verticale Horopterlinie; eine solche bildet sich auch hier erst, wenn die Visirebene um 45^0 nach abwärts geneigt wird, und der Fixationspunkt so fern liegt, dass die ungleiche Grösse der Retinabilder, welche die verschiedene Entfernung von beiden Augen bedingt, nicht in Betracht kommt. Die Ursache des Wegfalls der verticalen Horopterlinie bei unsymmetrischen Augenstellungen und horizontaler Visirebene kann nur darin liegen, dass die oben erwiesenen Drehungen der Augen um die optische Achse hierbei nicht in gleichem Grade von beiden Augen ausgeführt werden, so dass die Lage der verticalen Trennungslinien eine unsymmetrische gegen den verticalen Meridian wird, mithin keine irgendwie im Raume gelegenen Linien sich gleichzeitig auf beiden identischen Trennungslinien abbilden können. Dass es unter diesen Verhältnissen auch keine horizontale Horopterlinie geben, sondern überhaupt nur der fixirte Punkt einfach gesehen werden kann, versteht sich von selbst.[5] So weit die MEISSNER'sche Horopterlehre, die wir vollständig mit ihren Beweisen entwickeln mussten, wenn sie überhaupt verständlich sein sollte. Eine Wiederholung der Grundversuche, welche für Jeden, der überhaupt einige Uebung im indirecten Sehen und Wahrnehmen der Doppelbilder erlangt hat, leicht ist, führt zur Ueberzeugung ihrer Richtigkeit.

Es entsteht nun die schwierige Frage: wie ist das Einfachsehen eines auf identischen Netzhautpunkten sich abbildenden Objectpunktes zu erklären? Was macht jene bestimmten, auf experimentellem Wege aufgefundenen Netzhautpunkte in dem genannten Sinne zu identischen? Eine befriedigende Antwort hierauf giebt es noch nicht, so viele versucht worden sind. Die älteren Physiologen suchten den Grund des Einfachsehens meist in anatomischen Einrichtungen, d. h. in der anatomischen Vereinigung der von identischen Stellen kommenden Sehnervenfasern an irgend einem Ort. Einige meinten, dass eine im Ursprunge einfache Faser im Chiasma sich in zwei Zweige spalte, welche zu identischen Stellen beider Augen gingen; Andere liessen die Vereinigung beider Fasern erst in dem Centralorgan stattfinden, so dass man sich nach jetzigen Begriffen eine Ganglienzelle als Ursprungsstelle je zweier, zu identischen Stellen gehender Fasern zu denken hätte; Andere meinten, dass die Ursprungsstellen identischer Fasern in der Mittellinie des Gehirns durch Commissurenfasern verbunden seien.[6] Keine einzige dieser Hypothesen ist erwiesen oder nur wahrscheinlich

gemacht, einzelne, wie die Spaltung der Fasern im Chiasma, direct durch die histiologischen Forschungen widerlegt. Physiologische Thatsachen streiten gegen alle diese anatomischen Hypothesen, und machen den gesonderten Ursprung der von identischen Stellen kommenden Fasern in gesonderten centralen Empfindungsapparaten mehr als wahrscheinlich. Wäre der Grund des Einfachsehens ein organischer, so müsste unter allen Umständen die Erregung zweier identischer Punkte durch differente Eindrücke eine aus beiden gemischte Empfindung hervorbringen, was nicht der Fall ist, wie die unter dem Titel: Wettstreit der beiden Sehfelder bekannten Erscheinungen beweisen. Halten wir bei Betrachtung einer weissen Fläche vor das eine Auge ein blaues, vor das andere ein gelbes Glas, so dass also der zu jedem Punkt des einen Auges gehörige identische Punkt des anderen Auges von dem complementärfarbigen Licht erregt wird, so erscheint uns das Sehfeld nicht weiss, auch nicht grün nach der alten Theorie, sondern abwechselnd gelb und blau. Legen wir in die beiden Felder eines gewöhnlichen Stereoskops eine gelbe und eine blaue Oblate so, dass ihre Bilder auf identische Netzhautstellen fallen, also nur eine Oblate gesehen wird, so erscheint dieselbe mir wenigstens niemals weiss, auch nicht nach langer Betrachtung, obwohl dieselben Oblaten bei dem pag. 809 angeführten Spiegelversuch wirklich weiss erscheinen. Ich sehe die einfache Oblate entweder gelb oder blau, und zwar treten die von J. Mueller beschriebenen Wettstreitserscheinungen ein, es taucht, während ich die Oblate blau sehe, oft in der Mitte ein beschränkter gelber Fleck auf, der sich dann bis zum Rande ausbreitet, bis in ähnlicher Weise das Gelb vom Blau verdrängt wird. Liegt die gelbe Oblate rechts, die blaue links, so kann ich willkührlich gelb oder blau sehen, je nachdem ich die Aufmerksamkeit auf das rechte oder linke Auge richte, ohne das andere zu schliessen. Es gehen also offenbar gleichzeitig die von identischen Stellen aus erregten Empfindungsprocesse von differenter Qualität nebeneinander her, combiniren sich nicht zu der Mischqualität, welche die gleichzeitige Einwirkung der differenten Eindrücke auf dieselbe Stelle der einen Netzhaut hervorruft.[7] Nach Dove soll es allerdings mit prismatischen Farben gelingen, bei gesonderter Einwirkung auf identische Stellen die Mischfarbe zu sehen, und Ludwig giebt an, dass er auch bei Pigmenten die Mischfarbe, Weiss z. B. bei Betrachtung von Gelb mit einem und Blau mit dem anderen Auge sehe; allein mir und einer Anzahl anderer Personen, auch solcher, welche ganz unbefangen (ohne die Gegenwart zweier verschieden gefärbter Oblaten zu kennen) das einfache Oblatenbild im Stereoskop betrachteten, gelang es nicht. Ebenso erging es Volkmann, welcher hierüber interessante Versuche angestellt hat. Der Wechsel der Erscheinungen hängt offenbar von einem Spiel der Aufmerksamkeit ab, welches unwillkührlich eintritt; da wir die Aufmerksamkeit willkührlich auf die Bilder grösserer Netzhautparthien erstrecken, oder auf kleinere beschränken können, erklärt sich auch das fleckenweise Auftreten einer der beiden Farben aus der Richtung der Aufmerksamkeit auf einen Theil der vom Bilde eingenommenen Parthien des

einen Auges. Da also identische Punkte differente Empfindungen hervorbringen können, kann auch das Einfachsehen nicht ein unmittelbares einfaches Empfinden sein, an welches sich selbstverständlich nur eine einfache Ortsvorstellung knüpfen könnte, sondern es kann nur darauf beruhen, dass die Vorstellung die gleichzeitigen Doppelempfindungen von solchen Punkten nur auf einen Ort bezieht. Was aber die Seele hierzu bestimmt und zwingt, ist trotz einer verwickelten scharfsinnigen Discussion von vielen Seiten her immer noch nicht aufgeklärt. Wir verweisen auf die ausführlichere Erörterung der Frage durch Volkmann.[8] Das Einfachsehen wäre allerdings leichter und unmittelbar zu erreichen gewesen durch Anlegung eines einzigen Auges mit einfachem dioptrischen Apparat; allein die Anlegung eines doppelten Auges war durch andere Zwecke geboten, die wir schon berührt haben, und so musste nur dafür gesorgt werden, dass trotz der Duplicität der empfindenden Theile unter gewissen Bedingungen wenigstens eine einfache Wahrnehmung möglich war, ohne welche wiederum eben jene Zwecke, für welche ein doppeltes Auge da ist, nicht erreicht werden könnten. Ohne ein doppeltes Auge wäre unsere räumliche Wahrnehmung durch den Gesichtssinn eine sehr unvollkommene, wir könnten nicht zur Wahrnehmung der dritten Dimension des Raumes, der Tiefe, also der Entfernungen der Objecte gelangen, welche uns ja die Muskelgefühle des Bewegungsapparates, durch welchen wir die Augenachsen beider Augen auf dem fixirten Object zur Kreuzung bringen, verschaffen; bei nur einem Auge müssten diese mittelbaren Taxationsmittel für die Entfernung wegfallen. Wir bringen gerade die Augenachsen zur Kreuzung auf dem Object, mit anderen Worten, die Bilder der Objecte auf die Pole der Augen, weil wir sie an diesen Stellen am deutlichsten sehen, und mit dem Fixiren eines Objectes das Bestreben, es möglichst deutlich wahrzunehmen, verbunden ist. Würde nun aber das Object, welches sich auf beiden Polen abbildet, nicht einfach gesehen, so könnte die Seele auch nicht die Muskelgefühle dazu benutzen, dem Object einen bestimmten Ort in der dritten Dimension des Raumes anzuweisen; wir können, wie keiner näheren Erläuterung bedarf, einen in der Vorstellung doppelten Punkt des Raumes nicht in einer bestimmten Tiefe wahrnehmen. Das Einfachsehen mit zwei Augen ist daher *conditio sine qua non* für die Wahrnehmung der Tiefe, für welche zwei bewegliche Augen angelegt sind. Hieraus lässt sich weiter folgern, dass wir die von nicht identischen Stellen empfundenen Doppelbilder auch nicht an einem bestimmten Orte im Raume sehen, da jedes Doppelbild einem Auge angehört, und die Wahrnehmungen eines Auges sich nicht mit Vorstellungen von der Entfernung des Sehobjectes vom Auge verknüpfen können. Wir setzen jedes der Doppelbilder aus früher erörterten Gründen in der Richtung der Richtungslinien nach aussen, sehen daher B in der Figur pag. 869 in der Richtung $1CB$ mit dem linken und $2DB$ mit dem rechten Auge. Wir sehen die Doppelbilder in bestimmtem Abstand vom Fixationspunkt A, in einem Abstand, für welchen die Linien CA und DA ein Maass abgeben, sehen sie aber deswegen nicht wirklich in den

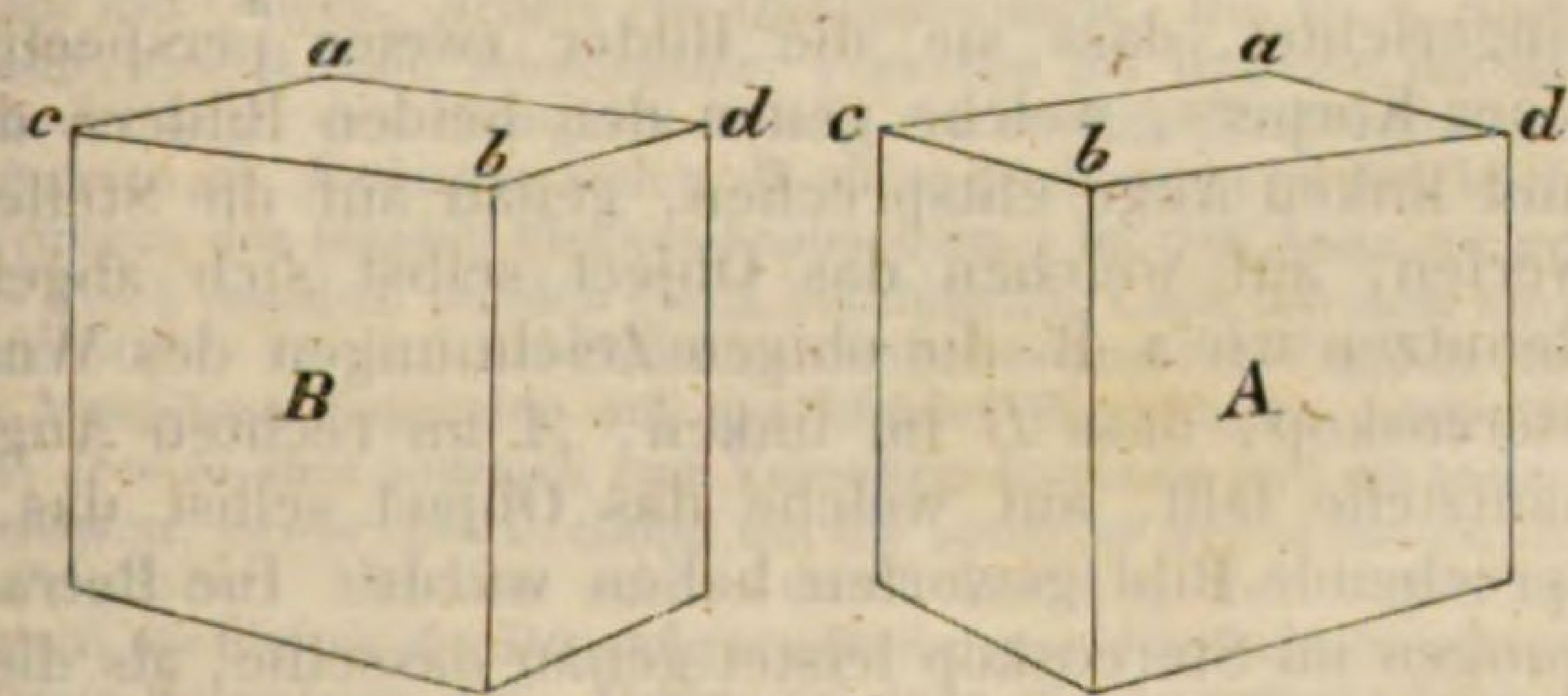
Punkten C und D, sondern irgendwo auf den Richtungslinien, da ja die Bilder aller Punkte dieser Linien einem Netzhautpunkte angehören, also gleichweit von dem Netzhautpunkte abstehen, auf welchem A sich abbildet. Es hat also auch jede Linie, welche irgend einen Punkt der Richtungslinie mit A verbindet, dasselbe Netzhautbild, und könnte daher als Maass für den Abstand des Doppelbildes vom Fixationspunkt dienen. Daher kommt es auch, dass selbst über die Lage des scheinbaren Ortes der Doppelbilder die Angaben so verschieden lauten. Ludwig[9] meint, dass wir ein Doppelbild in dieselbe Entfernung vor das Auge setzen, welche wir nach den Muskelgefühlen dem Fixationspunkt anweisen, dass man daher den scheinbaren Ort da finde, wo ein vom Drehungspunkt des Auges mit dem Abstand dieses Punktes vom Fixationspunkt als Radius gezogener Kreis die Richtungslinie des Doppelbildes schneidet. Meissner[10] meint, dass der scheinbare Ort da zu suchen sei, wo die Richtungslinien den Horopter schneiden, wobei er jedoch die Fälle nicht berücksichtigt, wo der Horopter ausschliesslich auf den Fixationspunkt reducirt ist, keine Fläche bildet, welche die Richtungslinien der Doppelbilder irgendwo schneiden könnten. Ausserdem leuchtet die Nothwendigkeit dieser Lage des scheinbaren Ortes der Doppelbilder ebensowenig ein, als die von Ludwig angenommene. Es scheint mir vielmehr aus der directen Beobachtung hervorzugehen, dass die Vorstellung die Doppelbilder in diejenige Entfernung vom Auge legt, in welcher das doppeltgesehene Object wahrgenommen würde, wenn wir es durch Kreuzung der Augenachsen auf ihm zur einfachen Wahrnehmung brächten. Sicher können wir uns wenigstens von dieser Entfernungsvorstellung dann nicht frei machen, wenn wir z. B. B in obiger Figur zuerst fixirt, und dadurch jene bestimmte Vorstellung gebildet haben, dann aber zur Fixirung von A die Augenachsen einwärts drehen. Es bleibt gleichsam die für das einfache B gebildete Entfernungsvorstellung auch an den Doppelbildern haften. Betrachten wir von zwei hintereinander gehaltenen Fingern zuerst den hintersten, und wenden die Augen dann auf den vorderen, so wird der hintere doppelt; die Doppelbilder scheinen uns aber nur nach den Seiten auseinander zu rücken, nicht aber in die Ebene des vorderen Fingers (oder auf die Ludwig'sche Kreislinie) vorzurücken.

Aus dem erörterten Verhalten des Horopters geht hervor, dass das Sehfeld bei dem Sehen mit zwei Augen stets mit Doppelbildern angefüllt sein muss, mit anderen Worten, dass von allen Objectpunkten, welche gleichzeitig in beiden Augen sich abbilden, nur ein sehr kleiner Theil auf identische Punkte fällt, und daher einfach erscheint, die Mehrzahl der identischen Punktpaare von differenten Eindrücken getroffen werden muss. Folgende Umstände machen es begreiflich, dass diese zahllosen Doppelbilder nicht allein in unseren Gesichtswahrnehmungen keine Störungen hervorbringen, sondern sogar völlig übersehen werden, so dass ihre Wahrnehmung erst nach einiger Uebung leicht gelingt. Es ist der unter allen Verhältnissen bei allen nach Meissner möglichen Formen des Horopters einfach erscheinende Fixationspunkt, auf welchen

sich alle Aufmerksamkeit in dem Grade concentrirt, dass wir der doppelten Wahrnehmung der ausser ihm gesehenen Objecte uns gar nicht bewusst werden. Wir sind so gewohnt, die Aufmerksamkeit ausschliesslich auf die Bilder der Netzhautpole zu beschränken, dass wir unwillkührlich, wenn wir nur die Aufmerksamkeit auf seitliche Objecte verwenden wollen, auch die Augenachsen verwenden, um die Bilder dieser Objecte auf die Pole zu bringen, und schwer bei unbewegten Sehachsen die Aufmerksamkeit gleichsam über das Sehfeld verschieben lernen. Wir wollen hier nicht zergliedern, was eigentlich unter Aufmerksamkeit zu verstehen ist; es ist aber leicht, die Ursachen der einseitigen Aufmerksamkeit bei den Gesichtswahrnehmungen aus den grossen Vorzügen der Bilder der fixirten Objecte abzuleiten. Es liegen diese Vorzüge in der unverhältnissmässigen Schärfe der Polbilder und der unverhältnissmässigen Feinheit der räumlichen Wahrnehmung, welche von den centralen Retinaparthien aus möglich ist. Die Schärfe der Bilder des gelben Fleckes wird dadurch hervorgebracht, dass der Accommodationszustand der Augen jedesmal der Entfernung des Kreuzungspunktes der Sehachsen angepasst wird; die Stumpfheit der räumlichen Wahrnehmung durch die seitlichen Retinaparthien, auf welche die Doppelbilder, welche noch dazu Zerstreuungsbilder sind, fallen, und ihre Ursachen haben wir früher auseinandergesetzt. Je intensiver der Eindruck, welchen die Doppelbilder erzeugen, desto leichter gelingt es, sie wahrzunehmen; wir lernen daher am leichtesten die Duplicität einer hinter oder vor dem Fixationspunkt liegenden Flamme erkennen, sehr schwer aber die eines dunklen, von der Umgebung nicht sehr abstechenden Objectes bei hellem Fixationspunkt. Ein häufiger Grund des Uebersehens der Doppelbilder ist ferner der, dass die zu jeder Netzhautstelle, auf welche ein Doppelbild fällt, identische Stelle im anderen Auge, welche ihre Empfindungen in denselben Theil des Raumes projicirt, oft von intensiveren Eindrücken als erstere erregt wird, und daher im Wettstreit den Sieg davonträgt.

Nur wenige Bemerkungen noch über die stereometrischen Anschauungen, welche wir beim Binocularsehen erhalten, den ursprünglich nur geometrischen gegenüber, welche das Sehen mit einem Auge uns verschafft. Nur der Gebrauch zweier Augen ist es, welcher auf die erörterte Weise die Tiefendimension direct wahrnehmbar macht, uns eine Kugel von einer Scheibe unterscheiden lässt; allerdings fassen wir auch mit einem Auge eine Kugel auf, und unterscheiden sie von der Scheibe, allein auf indirectem Wege, mit Hülfe gemachter Erfahrungen, z. B. der Erfahrung über die Unterschiede der Schattirung u. s. w. Die Art und Weise, wie wir zur Wahrnehmung der Körperlichkeit eines Sehobjectes beim Binocularsehen gelangen, ist von Bruecke in trefflicher Weise erörtert worden.[11] Es ist diese Wahrnehmung das Resultat einer Sehoperation, wir combiniren das Urtheil über das Verhalten des betrachteten Körpers in der dritten Dimension des Raumes aus einer Reihe zeitlich getrennter, verschiedener Eindrücke, welche dadurch planmässig erzeugt werden, dass wir den Convergenzpunkt der Augenachsen successive über das Gesichtsobject verschieben. Ein einziger Blick mit zwei Augen

bedingt ebensowenig eine körperliche Wahrnehmung, als ein Blick oder eine Reihe von Blicken mit einem Auge. Da der Horopter eine Fläche ist, unter den oben erörterten Bedingungen aber nicht einmal eine solche, sondern nur eine verticale Linie, oder gar nur ein Punkt (der Fixationspunkt), so kann kein Körper, welcher eine Ausdehnung in der Tiefe hat, gleichzeitig in allen seinen hintereinander gelegenen Theilen mit beiden Augen einfach gesehen werden, sondern immer nur der in der Horopterfläche gelegene Theil. Ein Faden, welcher senkrecht gegen die Mitte zwischen beiden Augen horizontal ausgespannt ist, kann unmöglich in seiner ganzen Länge einfach erscheinen, sondern nur ein Punkt desselben, auf welchem die Sehachsen convergiren; er erscheint in gekreuzten Doppelbildern, welche diesseits und jenseits des Fixationspunktes divergiren. Halten wir einen Würfel mit einer seiner Kanten gegen die Nasenwurzel, so dass wir von der oberen Fläche eine perspectivische Ansicht erhalten, und fixiren die hintere Ecke dieser Fläche, so erscheint uns die vordere Kante doppelt; fixiren wir die vordere Ecke, so erscheint uns die hintere doppelt. In ersterem Falle kann das Bild der Vorderkante, im zweiten das der hinteren Ecke nicht auf identische Stellen beider Augen fallen, ersteres fällt auf die beiden äusseren, letzteres auf die beiden inneren Retinaparthien, welche nicht identisch sind. Die doppelt gesehenen Theile erscheinen stets undeutlich, wie man leicht erkennt, wenn man nur einige Uebung in der Beobachtung der Doppelbilder hat. Fixiren wir einen Punkt des in der genannten Lage gehaltenen Würfels, und schliessen abwechselnd das eine und das andere Auge, so überzeugen wir uns, dass jedes Auge von demselben ein wesentlich verschiedenes Bild erhält; dass er dem linken wie *B*, dem rechten wie *A* erscheint, woraus sogleich erhellt, dass diese beiden Figuren sich unmöglich decken, alle gleichen Punkte derselben unmöglich gleichzeitig auf identische Punkte fallen können.



Wenn uns nun dennoch der Würfel beim Sehen mit zwei Augen einfach erscheint, so ist dies keineswegs, wie Wheatstone beweisen zu können meinte, eine Widerlegung der Lehre von den identischen Netzhautstellen, sondern beruht auf Folgendem. Bei der Betrachtung des Würfels fixiren wir zunächst einen bestimmten Punkt, z. B. den hinteren Endpunkt, sehen denselben also einfach, übersehen dabei aber, da auf *a* alle Aufmerksamkeit concentrirt ist, das Doppelbild von *b*; darauf fixiren wir *b*, sehen es einfach und übersehen nun die Duplicität von *a*; ebenso stellen wir die Achsen auf *c* und *d* ein, und werden uns nur der Einfachheit des fixirten Punktes, nicht aber der Doppelbilder der übrigen ausserhalb des jedesmaligen

Horopters liegenden Punkte bewusst. Ja wir werden uns ohne besondere Aufmerksamkeit, welche manche Personen sehr schwer sich aneignen können, nicht einmal des Wechsels des Fixationspunktes und der durch diesen Wechsel bedingten Augenbewegungen bewusst; wir glauben mit einem Blick und unbewegten Augen zu sehen, was successive nacheinander gesehen wird; wir glauben *a* und *b* gleichzeitig einfach zu sehen, weil wir das zeitliche Auseinanderfallen der von der Fixation so schwer zu isolirenden Aufmerksamkeit auf *a* und *b* nicht merken. Es ist dem Ungeübten schwer, die gekreuzten Doppelbilder des senkrecht ausgespannten Fadens wahrzunehmen, er meint gleichzeitig den ganzen Faden einfach zu sehen, weil ihm unbewusst bleibt, dass er auch bei der scheinbar momentanen Betrachtung den Fixationspunkt rasch den ganzen Faden entlang verschiebt, und daher nacheinander alle Punkte desselben einfach sieht, ohne die jedesmaligen Doppelbilder zu sehen. Das Einfacherscheinen des Würfels oder des Fadens ist die Vorstellung von der Einfachheit des Objectes, welche die Seele aus dem Aggregat der successiv erhaltenen differenten einfachen Eindrücke zusammensetzt. In welcher Weise die successive Verschiebung des Horopters zur körperlichen Anschauung verhilft, liegt auf der Hand. Verlegen wir bei der Betrachtung des Würfels den Fixationspunkt von *a* nach *b*, so erkennen wir auf die früher erörterte Weise aus den mit den verschiedenen Convergenzwinkeln verbundenen Muskelgefühlen, dass *b* vor *a* liegt.

Die täuschend körperlichen Bilder, welche das unter dem Namen Stereoskop bekannte Instrument liefert, gründen sich auf die angegebenen Thatsachen, und können als Belege für dieselben dienen. Alle die in ihrer Construction verschiedenen Arten dieser Instrumente sind so eingerichtet, dass sie die Bilder zweier perspectivischer Zeichnungen eines Körpers, welche genau den beiden Bildern desselben im rechten und linken Auge entsprechen, genau auf die Stellen der beiden Augen werfen, auf welchen das Object selbst sich abgebildet haben würde. Benutzen wir z. B. die obigen Zeichnungen des Würfels, so bewirkt das Stereoskop, dass *B* im linken, *A* im rechten Auge auf dieselbe Netzhautstelle fällt, auf welche das Object selbst das der Abbildung entsprechende Bild geworfen haben würde. Die Betrachtung dieser Zeichnungen im Stereoskop leistet genau dasselbe, als die directe Betrachtung des Würfels; wir glauben im Stereoskop einen einfachen körperlichen Würfel zu sehen, dessen *b* entsprechende Ecke dem Auge viel näher als *a* erscheint. Es erscheint uns aber bei genauer Aufmerksamkeit auch im Stereoskop *a* doppelt, wenn wir *b* fixiren, und umgekehrt. Die Erklärung dieser Erscheinungen ist dieselbe, wie die für die Resultate der directen Betrachtung des Körpers gegebene. Fixiren wir die hintere Ecke, so fällt das Bild von *a* in der Zeichnung *B* auf den Pol des linken, das Bild von *a* in der Zeichnung *A* auf den identischen Pol des rechten Auges, und die Augenachsen bilden dabei denselben Convergenzwinkel, wie bei directer Fixation der entsprechenden Würfelecke, aus welchem wir die Vorstellung einer bestimmten Entfernung von *a* uns bilden. Das Bild von *b* fällt dabei im rechten wie im linken Auge nach aussen vom

Pole, also auf nicht identische Stellen, erscheint mithin doppelt. Gehen wir von *a* zur Fixirung von *b* über, indem wir die beiden Bilder dieser Ecken auf die beiden Pole bringen, so geschieht dies durch dieselbe Bewegung der Augenachsen, dieselbe Vergrösserung ihres Convergenzwinkels, welche bei directer Betrachtung des Würfels selbst mit der gleichen Operation verbunden ist; die bewusst werdende grössere Convergenz der Augenachsen bei der Fixation von *b* bedingt daher auch hier die Vorstellung, dass *b* dem Auge näher als *a* liegt. Es erscheint *a* bei Fixation von *b* doppelt, weil *a* der rechten und linken Zeichnung im rechten und linken Auge nach innen vom Pol, also auf nicht identischen Netzhautstellen sich abbildet. Es würde uns zu weit führen, die verschiedenen Constructionsprincipien der Stereoskope hier ausführlich zu erläutern, wir verweisen auf die Lehrbücher der Physik. Die überraschende körperliche Wahrheit der jetzt in grosser Vollkommenheit photographisch gefertigten Stereoskopbilder dürfte wohl Jedem aus eigner Anschauung schon bekannt sein.

[1] J. Mueller, *Physiologie des Gesichtssinnes*, Leipzig 1826, pag. 71; *Lehrbuch der Physiol.* Bd. II. pag. 376. — [2] Ludwig, *Lehrbuch d. Physiol.* Bd. I. pag. 244. — [3] G. Meissner, *Beiträge zur Physiologie des Sehorgans*, Leipzig 1854. — [4] Was oben als Drehung um die optische Achse bezeichnet wurde, ist nicht in dem Sinne zu nehmen, als ob für irgend welches Muskelpaar die Drehungsachse des Auges mit der optischen Achse zusammenfiele; es handelt sich bei den fraglichen Bewegungen nur um eine auf die optische Achse projicirte Drehung des Auges. Die Achsen für die zwei Paare der *musculi recti* stehen senkrecht auf der optischen Achse, die Drehungsachse der Obliqui steht aber nicht senkrecht auf der Ebene dieser Achsen der Recti, wo sie mit der optischen Achse zusammenfallen würde, sondern bildet mit letzterer einen Winkel von etwa 30°. Wird das Auge um diese Achse der Obliqui gedreht, so erleidet die optische Achse ebenfalls eine Drehung. Vergl. Meissner a. a. O. pag. 86 und *zur Lehre von den Bewegungen des Auges*, *Archiv für Ophthalmologie*, Bd. II. 1. Abth. pag. 1—123. Meissner führt eine Anzahl interessanter Versuche als Beweise für das Vorhandensein der durch die Lage des Horopters schon erwiesenen Drehungen der Augen um die optischen Achsen an. Es lassen sich z. B. diese Drehungen an den leicht erweislichen Lageveränderungen des blinden Fleckes beobachten. Ist das Auge so gestellt, dass die den gelben Fleck mit dem blinden Fleck verbindende Linie mit dem horizontalen Meridian zusammenfällt, so wird bei Fixirung eines bestimmten Punktes das Bild eines anderen in der Visirebene liegenden auf den blinden Fleck fallen, und derselbe daher verschwinden; er wird aber sogleich zum Vorschein kommen und ein anders gelegener verschwinden müssen, sowie eine Drehung um die optische Achse stattfindet. Ein anderer Versuch ist folgender. Meissner suchte durch Drücken der Augen mit Stecknadelköpfen zwei durch die Einheit der Druckfigur erkennbare identische Netzhautstellen bei abwärts gerichteten Sehachsen auf. Drehte er dann die Augenachsen nach oben, so spaltete sich die einfache Druckfigur in zwei mehr und mehr auseinanderweichende. Ferner benutzte Meissner die Nachbilder, um die Drehungen zu erweisen. Das in einem Auge erzeugte Nachbild erleidet Richtungsveränderungen bei jeder Augenbewegung, welche mit einer Drehung um die optische Achse verbunden ist. Endlich beobachtete Meissner die Drehungen direct an der im Folgenden näher zu besprechenden entoptischen Erscheinung der eigenen Retinagefässe. — [5] Aus der Thatsache, dass unter den oben genannten Bedingungen der horizontale Horopterdurchschnitt eine gerade, der Verbindungslinie der Knotenpunkte parallele Linie, nicht der Mueller'sche Kreis ist, folgert Meissner (a. a. O. pag. 68), dass die Krümmung der Retina auf der äusseren Seite eine etwas andere, und zwar etwas weitere sein muss, als auf der inneren Seite, was am wahrscheinlichsten davon herrührt, dass die kleine Achse der Ellipse, nach welcher die Netzhaut gekrümmt ist, nicht ganz mit der optischen Achse zusammenfällt. Baum und nach ihm Meissner bringen diese Krümmungsverschiedenheit mit der fötalen *protuberantia scleroticalis* des Auges in Zusammenhang. — [6] Die betreffende Hypothese s. bei J. Mueller, *Physiol.* Bd. II. pag. 381. —

[7] Auf einer stereoskopischen Photographie der Peterskirche, welche ich besitze, ist auf dem rechten Bild an einer bestimmten Stelle ein dunkel gegen den Hintergrund abstechender Wagen, im linken Bild fehlt derselbe; an der entsprechenden Stelle sieht man eine hell erleuchtete Treppe. Die meisten unbefangenen Personen sehen bei der Betrachtung des Bildes mit beiden Augen durch das Stereoskop den Wagen nicht, auch wenn sie die betreffende Stelle fixiren, weil der helle Eindruck des linken Auges den dunklen der identischen Stelle des rechten überwältigt; nur bei angestrengter Aufmerksamkeit auf das rechte Auge kommt plötzlich der Wagen zum Vorschein, verschwindet aber auch, wenn er einmal gesehen ist, nicht leicht wieder. — [8] Volkmann, Wagner's *Hdwrtrbch.* a. a. O. pag. 317. — [9] Ludwig a. a. O. pag. 249. — [10] Meissner a. a. O. pag. 120. — [11] Bruecke, *über die stereoskopischen Erscheinungen und* Wheatstone's *Angriff auf die Lehre von den identischen Stellen der Netzhäute,* Mueller's *Arch.* 1841, pag. 459. Die betreffende Arbeit von Wheatstone: *Beiträge zur Physiologie des Gesichtssinnes*, s. in Poggendorf's *Ann.* 1839, Bd. I. 1. Stück, Ergänzung.

§. 250.

Die entoptischen Gesichtswahrnehmungen. Man bezeichnet mit diesem Ausdruck eine Anzahl unter sich sehr differenter Gesichtserscheinungen, welche das gemein haben, dass ihre objectiven Ursachen innerhalb des dioptrischen Apparates, oder selbst innerhalb der Retina, vor deren Perceptionselementen liegen; insofern diese wahrgenommenen Objecte unserem eigenen Körper, nicht der Aussenwelt angehören, nennt man die in Rede stehenden Erscheinungen auch subjective. Die Mehrzahl derselben hat auch das gemein, dass es Schattenfiguren sind, insofern sie dadurch entstehen, dass irgend welche Formelemente innerhalb des Auges auf dem Wege der von aussen kommenden Lichtstrahlen liegend, einen Schatten auf die in der Richtung der Lichtstrahlen hinter ihr befindlichen Retinaelemente werfen, den wir als solchen wahrnehmen. Die entoptischen Erscheinungen dieser Art treten daher am deutlichsten bei Betrachtung einer gleichförmigen hellen Fläche hervor, und erscheinen, da wir sie ebenfalls nach aussen projiciren, dunkel auf dem objectiven hellen Grunde. Nur wenige der zu den entoptischen oder subjectiven gerechneten Phänomene sind Lichtfiguren, und haben daher wesentlich verschiedene Entstehungsursachen. Die im wahren Sinne des Wortes subjectiven Gesichtserscheinungen, welchen gar kein ausserhalb des Sehnerven gelegenes Object zu Grunde liegt, die Halucinationen, die Traumgesichte, bleiben aus begreiflichen Ursachen von unserer Betrachtung ausgeschlossen.

1) Die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe, die Aderfigur.[1] Wir haben bereits pag. 797 dieses Phänomen nach H. Mueller als schlagenden Beweis für die Bedeutung der Stäbchen und Zapfen als Perceptionselemente der Lichtwellen benutzt, und dort schon die wichtigsten Eigenthümlichkeiten der Erscheinung kurz angedeutet. Es giebt eine Anzahl verschiedener Methoden, nach welchen es Jedem ziemlich leicht gelingt, im eigenen Sehfeld die Schatten, welche die vom Opticuseintritt aus in die Retina ausstrahlenden Gefässe auf die hintersten Schichten der Netzhaut werfen, deutlich als dunkle verästelte Figur, in welcher selbst die Capillaren vollkommen repräsentirt sind,

zur Wahrnehmung zu bringen. PURKINJE, welcher zuerst die Erscheinung genauer studirte, hat folgende Mittel, sie hervorzurufen, angegeben. Entweder bewegt man eine Kerzenflamme wenige Zoll vor dem Auge im Kreise herum, oder man führt eine feine Oeffnung, welche man in ein Kartenblatt gestochen, vor der Pupille hin und her, während man den hellen Himmel betrachtet, oder drittens, man wirft mittelst einer Loupe einen intensiven Lichtpunkt auf den äusseren Theil der Sclerotica, während man den Blick auf einen dunklen gleichfarbigen Hintergrund richtet, oder auch die Pupille mit einem Augenlide ganz bedeckt. Auf die letztgenannte Weise ist das Phänomen am deutlichsten und schönsten zu erzeugen; es erscheint das ganze Sehfeld intensiv erleuchtet, und in demselben dunkel und scharf abstechend die Gefässfigur bis in die feinsten Verzweigungen. Auch bei den übrigen Methoden ist die Figur stets dunkel auf hellem Grunde, nicht, wie MEISSNER für die zweite Art der Hervorrufung behauptet, hell auf dunklem Grunde. Wohl aber zeigt sich die dunkle Figur zuweilen hell verbrämt, und dieser helle Saum kann so beträchtlich breit werden, dass ungeübte Beobachter den schwachen Schatten daneben übersehen, da die Aufmerksamkeit stets den intensiveren Eindruck zu bevorzugen geneigt ist. Nach H. MUELLER beruht dieser Saum vielleicht zum Theil auf einer Ablenkung eines Theiles der Lichtstrahlen durch die convexen Gefässe, wird aber im Wesentlichen jedenfalls durch die Bewegung des Schattens erzeugt, indem bei derselben die eben vom Schatten verlassenen Retinaelemente intensiver auf das Licht reagiren, als die vorher schon demselben ausgesetzten und von ihm durch Erregung in gewissem Grade ermüdeten.

Es kommt nun darauf an, den Beweis zu führen, dass es bei den angeführten Versuchsmethoden in Wirklichkeit der von Gefässen auf die hinter ihnen liegenden Retinaelemente geworfene Schatten ist, welcher die Figur dadurch erzeugt, dass wir in der mosaikartigen Raumvorstellung der Lage der von dem Schatten getroffenen, also nicht erregten Elemente, zwischen den von Licht erregten uns bewusst werden. PURKINJE selbst hatte bereits richtig die Aderfigur als Schattenbild gedeutet, später jedoch waren gegentheilige Ansichten laut geworden; man hatte aus einigen Erscheinungen zu beweisen gesucht, dass es nicht der Schatten sei, welcher wahrgenommen werde, sondern die Gefässe selbst objectiv angeschaut würden, und erst ganz kürzlich ist die alte richtige Ansicht mit neuen scharfsinnigen Beweisen von H. MUELLER in ihr volles Recht wieder eingesetzt worden. Die MUELLER'schen Beweise sind folgende. Erstens spricht für jene Deutung der Umstand, dass immer die Gefässfigur dunkel auf hellem Grunde erscheint; sie würde roth erscheinen, wenn hinreichende Mengen von Licht von den Gefässen durchgelassen würden. Zweitens spricht dafür die Thatsache, dass die Dicke und Schärfe der dunklen Streifen von der Grösse der Lichtquellen abhängt, wie sich dies mit Hülfe der dritten Versuchsmethode erweisen lässt. Wirft man einen hellen Lichtpunkt auf die Sclerotica, so ist es der erleuchtete Fleck der Augenhäute, welcher, indem jeder Punkt im Innern des Auges nach allen Richtungen divergirende Strahlen aussendet,

die schattenerzeugende Lichtquelle darstellt, nicht aber etwa die in ihrer ursprünglichen Richtung durch die Augenhäute durchgehenden Strahlen. Ist nun dieser Lichtfleck klein, so werden alle, auch die feinsten Gefässe, scharf begränzte Schatten werfen, ist der Lichtfleck breit, so werden zwar grössere Gefässe einen breiten Schatten werfen, derselbe kann aber nur in der Mitte total, an den Seiten nur ein allmälig abnehmender Halbschatten sein; kleine Gefässe werden überhaupt nur einen schwachen Halbschatten entwerfen, indem sie (bei der schon angegebenen Entfernung der den Schatten wahrnehmenden Retinaschicht von den Gefässen) von keinem Theil alles Licht abhalten können. Der Versuch bestätigt vollkommen die Richtigkeit dieser Voraussetzungen. Dass die feinsten Gefässe überhaupt nur in der Achsengegend der Retina deutlich, an der Peripherie selbst die grösseren Aeste nicht mehr wahrgenommen werden, erklärt sich leicht aus den früheren Erörterungen über die verschiedene Schärfe des Raumsinnes an verschiedenen Retinaparthien. In der Umgebung des gelben Fleckes wird der Schatten eines Gefässes von bestimmter Breite mehrere nebeneinander liegende Reihen sensibler Punkte treffen, am Rande der Retina dagegen wird derselbe nicht einmal eine einfache Reihe vollkommen decken, sondern dieselbe Reihe wird gleichzeitig neben dem Schatten auch von Licht getroffen werden; sie wird daher nothwendig letzteres, nicht den Schatten zur Wahrnehmung bringen, weil der Eindruck des ersteren den des letzteren bei Weitem überwältigt. Am evidentesten beweisen die Schattennatur des Phänomens die scheinbaren Bewegungen der Gefässfigur bei Bewegung der Lichtquelle, deren Richtung, Grösse und andere Eigenthümlichkeiten sich nur nach jener Entstehungstheorie vollkommen erklären lassen, und zwar bei allen drei Methoden des Versuchs. Bewegt man jene auf der Sclerotica gebildete Lichtquelle, so macht die Figur stets die gleichsinnige scheinbare Bewegung wie diese, bewegt sich mit dieser in gleicher Richtung im Kreise, rückt nach rechts, wenn der Lichtfleck nach rechts verschoben wird, und umgekehrt. Es leuchtet ein, dass der Schatten im Auge, da die Lichtstrahlen von jenem Fleck aus nicht durch die Linse gehen, mithin geradlinig vom Entstehungsort aus divergiren, die entgegengesetzte wirkliche Bewegung von der der Lichtquelle machen muss; die scheinbare in das objective Sehfeld projicirte muss daher gleichsinnig mit der der Lichtquelle sein, da wir, wie oben erörtert, was auf der Retina rechts ist, bei der Projection nach aussen links im Raume suchen und umgekehrt. Ebenso ist die scheinbare Bewegung der Figur bei der zweiten Versuchsmethode gleichsinnig mit der Bewegung der Löcher im Kartenblatt; es erklärt sich dies auf dieselbe Weise, wie im ersten Falle, da das Loch im Kartenblatt als eine Quelle divergenter Strahlen zu betrachten ist, welche bei der grossen Nähe am Auge nur weniger divergent durch den dioptrischen Apparat gemacht werden, so dass auch hier der Schatten die entgegengesetzte wirkliche Bewegung, wie die Lichtquelle, mithin die gleiche scheinbare ausführt. Gegen den Zerstreuungskreis der Lichtquelle muss dagegen bei diesem Versuch die scheinbare Bewegung der Figur die entgegengesetzte sein, als die Be-

wegung der Lichtquelle, wie auch wirklich der Fall ist. Mueller giebt an, dass, wenn die feine Oeffnung nach rechts geht, die Figur zwar mit der Oeffnung nach rechts geht, aber in dem hellen Kreis auf die linke Seite weicht. Bei der oben zuerst genannten Versuchsmethode, der Bewegung einer Kerzenflamme vor dem Auge, verhält sich die scheinbare Bewegung der Figur anders, sie bewegt sich zwar mit der Kerze im Kreise, befindet sich aber stets auf der diametral gegenüberliegenden Seite des Kreises, rechts, wenn die Flamme links ist, oben, wenn jene unten ist und umgekehrt. Hieraus haben Meissner und Andere einen Beweis gegen die Richtigkeit der fraglichen Theorie des Phänomens ableiten zu müssen geglaubt, weil sie irriger Weise die Kerzenflamme selbst als die schattenwerfende Lichtquelle voraussetzten, wobei die Bewegung nothwendig eine gleichsinnige mit der Flamme sein müsste. Alles erklärt sich aber auf das Vollkommenste, wenn man mit H. Mueller nicht die Flamme, sondern deren verkehrtes Netzhautbild für die Lichtquelle hält, welche das Innere des Auges, mit Ausnahme der Stellen, vor denen Gefässe liegen, erleuchtet. In der That lehrt die einfachste Betrachtung, dass es nicht anders sein kann, da ja nach den Grundgesetzen der Dioptrik die Kerzenflamme die Retina nur an der Stelle beleuchtet, wo ihr Bild hinfällt, also auch da, wo sie keine Strahlen hinschickt, unmöglich Schatten werfen kann; der Grund, auf welchen jener Einwand basirt ist, fällt mithin als ein grober physikalischer Irrthum von selbst zusammen. Mueller hat auf das Schlagendste dagegen erwiesen, wie die beobachtete Art der scheinbaren Bewegung unter allen Bedingungen die *a priori* zu construirende ist, wenn man eben das Flammenbild als die Lichtquelle annimmt, wobei man freilich zugeben muss, dass im Auge auch eine unregelmässige nach allen Seiten zerstreute Spiegelung stattfindet, nicht alle Strahlen auf dem Wege, auf welchem sie gekommen, zurückgeworfen werden. Mueller hat ferner mit dieser Annahme vortrefflich die von Meissner gemachte interessante Beobachtung erklärt, dass bei plötzlichen Bewegungen der Kerzenflamme die Aderfigur oft ruckweise Verzerrungen erleidet, indem sich die relativen Lagen und Entfernungen der einzelnen Gefässe ändern. Es lässt sich auf die einfachste Weise durch Construction nachweisen, welche beträchtliche relative Lageveränderungen die Schatten zweier noch dazu in ungleicher Höhe über der Stäbchenschicht befindlicher Gefässe auf letzterer erleiden müssen, jenachdem das schattenwerfende Flammenbild rechts oder links, nahe oder fern von ihnen auf der sphärischen Retina sich befindet. Bei allen anderen Versuchsmethoden können keine so beträchtlichen Verschiebungen der schattenwerfenden Lichtquelle, daher auch keine so auffallenden Verzerrungen der Figur hervorgebracht werden. Durch alle diese Thatsachen ist demnach der oben gesuchte Beweis vollständig geführt, und jeder fernere Zweifel an der Deutung der durch jene drei Methoden zur Erscheinung gebrachten dunklen Aderfigur als Schattenfigur unmöglich gemacht.

Es giebt aber noch eine zweite in ihren Ursachen und ihrer Deutung wesentlich von der im Vorigen erörterten verschiedene Erschei-

nungsart der Aderfigur, welche im Gegensatz zur Gefässschattenfigur als Gefässdruckfigur bezeichnet werden kann. Wenn wir den Augapfel comprimiren, oder wenn durch irgend welche Ursachen eine Blutüberfüllung der Netzhautgefässe herbeigeführt worden ist, so erblickt man bisweilen eine Figur, welche der Form nach mit jener Schattenfigur übereinstimmt, aber erstens nicht so vollständig und deutlich, zweitens, und dies ist der wesentlichste Unterschied, nicht dunkel auf hellem Grunde, sondern umgekehrt leuchtend auf dunklerem Grunde erscheint. In den leuchtenden Streifen sieht man bisweilen glänzende Punkte sich bewegen; ich kann an denselben aber ebensowenig wie Mueller u. A. eine so bestimmte Form deutlich erkennen, wie sie z. B. Purkinje abbildet.[2] Die Erklärung dieser Erscheinung ist die, dass die durch Congestion erweiterten Gefässstämme einen gesteigerten Druck auf ihre Umgebung ausüben, und dieser Druck die getroffenen Nervenapparate in Erregungszustand versetzt, in gleicher Weise, wie äusserlich auf den Augapfel angebrachter, direct zur Retina fortgepflanzter Druck. Die Frage, auf welche Elemente der Netzhaut dieser Druck der Gefässe zunächst erregend wirkt, scheint mir leicht zu beantworten. Wir wissen zwar, dass Druck auch die Sehnervenfaser direct erregt, während Licht nur auf die Stäbchen wirkend mittelbar diese erregt, dass daher Lichterscheinungen auch entstehen würden, wenn direct auf die Nervenfasern der Gefässdruck wirkte, während die Schattenfigur nur durch die Jacob'sche Haut vermittelt werden kann. Allein der Umstand, dass die Formen der Gefässe zur Wahrnehmung kommen, zwingt uns, auch hier eine Wirkung des Druckes auf die Elemente, welche die räumliche Wahrnehmung allein bedingen, zu statuiren, da der Druck, den ein Gefäss auf die in beliebiger Ordnung quer oder longitudinal unter ihm verlaufenden Nervenfasern ausübte, nicht die Form des Gefässes sichtbar machen, sondern die den Endpunkten dieser Fasern zugehörigen Raumvorstellungen erwecken würde, ebenso wie Druck auf den Stamm der Ulnarnerven Schmerz in den Fingerspitzen erzeugt. Warum Mueller den Ganglienzellen Empfindlichkeit zuspricht, und meint, dass die Erscheinung von dem Druck der Gefässe auf diese Elemente herrühre, ist mir nicht recht einleuchtend. Gewöhnlich betrachtet man das Flimmern vor den Augen, die wimmelnde Durcheinanderbewegung plötzlich auftauchender und wieder verschwindender Lichtpunkte, welche bei Betrachtung einer hellen Fläche, z. B. des hellen Himmels, für die meisten Augen wahrnehmbar ist, ebenfalls als sichtbare Blutbewegung, ebenfalls durch den Druck der in den Blutgefässen laufenden Blutkörperchen auf die sensibeln Retinaelemente bedingt. Ich habe so deutliche Bilder, wie sie Andere beschreiben, bei mir nie wahrnehmen können.

2) Die entoptische Wahrnehmung des gelben Fleckes und der Eintrittsstelle des Sehnerven.[3] Bereits Purkinje beschreibt die entoptische Erscheinung des gelben Fleckes, indem er angiebt, dass in der Mitte der Aderfigur, die er durch Bewegung der Kerzenflamme erzeugt, ein „kreisförmiger dunkler Fleck, der bei verschieden einfallendem Licht als eine Grube erscheint", sich zeige; in der Abbil-

dung der Aderfigur ist dieser Fleck nur roh durch einen Kreis angedeutet. Genauer beschrieb zuerst Burow das fragliche Phänomen folgendermaassen. Bewegt man vor einem Auge etwas unterhalb desselben die Kerzenflamme, so sieht man die zum Vorschein kommenden Gefässstämme nach der Mitte des Sehfeldes, also nach dem Achsenpunkt der Retina convergiren, und hier mit feinen anastomosirenden Aestchen einen Kranz bilden, in dessen Mitte sich ein scharf begränztes mit seiner Längsachse horizontal gelagertes Oval zeigt, dessen oberer Theil hell, der untere sanft abschattirt erscheint, so dass es einer von unten her erleuchteten Grube gleicht. Aus der Umkehrung der Netzhautbilder bei der Projection nach aussen folgert aber Burow, dass auf der Netzhaut umgekehrt die obere Fläche die dunkle, die untere der Flamme zugekehrte die helle sei, mithin die Erscheinung bedingt sein müsse durch eine kegelförmige, in den Glaskörper vorspringende Hervorragung. Er glaubt nun durch anatomische Untersuchungen wirklich dargethan, dass der gelbe Fleck einen solchen vorspringenden Hügel bilde, indem er hier, wo bekanntlich die Nervenfaser- und Ganglienzellenschicht fehlt, die Zapfenschicht in den Glaskörper hineinragen lässt.[4] In ganz entsprechender Weise hat gleichzeitig Meissner das Phänomen beschrieben, als mattglänzende, an dem der Flamme zugekehrten Rande von halbmondförmigen Schatten umgebene Scheibe, und muthmaast ganz richtig, dass es eher durch eine Vertiefung, als einen Hügel der Netzhaut am gelben Fleck erzeugt, damit aber die Art der Schattirung nur dann in Einklang zu bringen sei, wenn man nicht von der Flamme, sondern von einer inneren der Flamme entgegengesetzt liegenden Lichtquelle die Beleuchtung ableite. Diese von Meissner nur angedeutete (und aus anderen Gründen nicht für zureichend gehaltene) Annahme ist, wie wir oben sahen, durch Mueller mit Bestimmtheit ausgesprochen und erwiesen. Die Lichtquelle, welche den glänzenden schattirten Achsenfleck, wie die Gefässschatten erzeugt, ist nicht die Flamme, sondern ihr Netzhautbild; dieses erzeugt das Phänomen durch seitliche Beleuchtung der anatomisch erwiesenen grubenförmigen Vertiefung, welche am gelben Fleck vorhanden, und durch die Verdünnung der Retina daselbst bedingt ist. Die glänzende Scheibe bewegt sich wie die Aderfigur mit der Bewegung der Kerzenflamme, auch diese Bewegung, welche Meissner unerklärlich findet, erklärt sich ohne Schwierigkeit mit Mueller's Annahme; es muss bei Verschiebung des Flammenbildes die grösste Helligkeit, wie der Randschatten allmälig auf andere sensible Punkte fallen.

Die Angaben über die entoptische Erscheinung der Eintrittsstelle des Sehnerven sind etwas unklar, und lauten nicht völlig conform. Purkinje will an der Ursprungsstelle der Zweige der Aderfigur einen dunkeln senkrecht stehenden länglichen Fleck, mit einem lichten Scheine umgeben, wahrgenommen haben, und bildet die Aderfigur so ab, dass von jedem Gefäss das Ursprungsstück, welches innerhalb der blinden Stelle verläuft, fehlt. Meissner giebt an, dass er die Eintrittsstelle bei dem Versuch mit der Kerzenflamme nicht schwarz, sondern durch einen hellen, gelb-röthlichen Glanz in der Nähe des Ursprunges

der grossen Gefässstämme, der nur einem kleinen Theil des MARIOTTE'schen Fleckes entspreche, angedeutet sehe, dass dagegen dieselbe als schwarzer Fleck erscheine, wenn man eine enge Oeffnung vor der Pupille bewege. Ebenso beschreibt MUELLER die fragliche Stelle als hellen Fleck oder Saum, welcher sich da zeige, von wo die Ramificationen der Gefässe ausgehen. Es erscheint dieser Fleck nach ihm ganz unbestimmt ohne positives Merkmal; er konnte ihn aber auch bei der anderen Versuchsmethode nicht schwarz sehen, wie MEISSNER. Ich selbst sehe ebenfalls die fragliche Stelle entschieden hell und glänzend, doch ohne scharfe Gränzen, kann aber auch keine Lücke in dem Gefässbild wahrnehmen. Es fragt sich, wie sind diese Erscheinungen zu erklären, insbesondere die helle Beschaffenheit der Stelle mit der oben erwiesenen Unempfindlichkeit der Eintrittsstelle des Opticus zusammenzureimen? Letzteres ist meines Erachtens leichter und mit den oben erörterten Thatsachen besser in Einklang, als das von Einigen behauptete Schwarzerscheinen der fraglichen Stelle. Mit Recht hält MUELLER für wahrscheinlich, dass durch Reflexion in der Tiefe der Eintrittsstelle, oder durch das Vorspringen derselben als Colliculus eine intensivere Beleuchtung und daher Erregung der zunächst an den blinden Fleck gränzenden erregbaren Elemente, als auf der übrigen Retina hervorgebracht wird. Da nun, wie wir oben sahen, die Vorstellung die dem blinden Fleck entsprechende Lücke im Sehfeld ausfüllt, und sich in Betreff der Art der Ausfüllung durch die Beschaffenheit der auf die umgebenden empfindlichen Netzhauttheile gemachten Eindrücke bestimmen lässt, so scheint es natürlich, dass sie in diesem Falle die intensive Erregung der Nachbartheile auch auf die Lücke überträgt, dieselbe mit hellem Schein ausfüllt. Die oben besprochenen Beispiele der Thätigkeit der Vorstellung machen es aber auch ferner wahrscheinlich, dass sie auch die Gefässe selbst ergänzt, die eigentlich nicht wahrnehmbaren im Bereich des blinden Fleckes verlaufenden Anfangsstücke derselben reconstruirt, und zwar so, wie es am wahrscheinlichsten und einfachsten ist, d. i. also zur Vereinigung in einem Punkte.

3) Entoptische Erscheinungen durch Formelemente in den brechenden Medien des Auges bedingt.[5] Es gehören hierher mehrere zum Theil sehr bekannte, in den meisten Augen vorhandene entoptische Wahrnehmungen, deren specielle Ursachen erst neuerdings genauer eruirt sind. Eine der bekanntesten und allgemeinsten Erscheinungen ist die der sogenannten *mouches volantes*, fliegenden Mücken, welche in verschiedenen Formen sich zeigen. DONDERS unterscheidet folgende fünf Formen: 1) Eigenthümliche Ringe, einige mit dunkleren, andere mit blasseren Umrissen und hellem Centrum; 2) die bekannten Perlschnuren von verschiedener Breite, welche fast jedes Auge, wenn es z. B. gegen den Himmel blickt, in dem Sehfeld schweben sieht; 3) Gruppen von Ringen, nicht selten mit einer kurzen Perlschnure versehen; 4) Gruppen sehr feiner Kügelchen, worunter einzelne isolirt erscheinen; 5) breite Fasern, durch zwei dunkle Linien begränzt. DONCAN wies durch genaue mikroskopische Untersuchungen die Be-

schaffenheit aller der im Glaskörper befindlichen Formelemente nach, deren auf die Netzhaut geworfene Schatten diese einzelnen Arten der *mouches volantes* bilden. Als Ursache der ersten Form fand er Zellen, die in der „Schleim-Metamorphose“ begriffen sind, für die Perlschnüre mit Körnchen versehene Fasern, für die dritte und vierte Form Körnchengruppen, und für die letzte Form gefaltete Häutchen in der Glasfeuchtigkeit. Es giebt mehrere zwar schon längst bekannte, aber erst kürzlich durch Listing und Donders vervollkommnete, theoretisch entwickelte, und zu Bestimmungen der Lage der entoptisch gesehenen Körper benutzte Methoden, die *mouches volantes* deutlich zur Wahrnehmung zu bringen. Alle beruhen darauf, einen Büschel paralleler Lichtstrahlen durch den Glaskörper zu schicken, und durch diese Schatten der darin schwebenden Körperchen auf die Netzhaut zu werfen. Zu diesem Zweck bringt man entweder in den vorderen Brennpunkt des Auges eine feine Oeffnung in einem undurchsichtigen Schirm, durch welche man nach dem Himmel blickt; es stellt diese Oeffnung eine Quelle homocentrischer Strahlen dar, welche als vom vorderen Brennpunkt ausgegangene im Glaskörper parallel verlaufen müssen. Oder man blickt durch eine biconvexe Linse nach einem in bestimmten Abstand befindlichen Lichte; oder drittens, man benutzt das von einer sphärischen Spiegelfläche entworfene Spiegelbild einer Kerzenflamme. Die Lage eines entoptisch gesehenen Körperchens im Glaskörper, seinen Abstand von der den Schatten auffangenden Retinafläche kann man auf doppelte Weise bestimmen. Listing benutzte zu diesen Bestimmungen die Parallaxe der Schatten bei veränderter Richtung der Gesichtsachse, während er jene feine Oeffnung unverrückt im vorderen Brennpunkt des Auges hielt. Entoptische Körperchen, welche in der Ebene der Pupille liegen, zeigen keine Parallaxe, d. h. ihre Schatten behalten denselben Platz in dem wahrgenommenen Zerstreuungskreis der Lichtquelle, mögen wir die Gesichtsachse nach der Mitte dieses Kreises, nach abwärts oder nach aufwärts richten; dagegen erleiden vor der Pupillarebene gelegene entoptische Körperchen eine negative Parallaxe, sie bewegen sich in dem Zerstreuungskreis nach der entgegengesetzten Seite von der, nach welcher wir die Sehachse wenden; hinter der Pupillarebene gelegene Körperchen zeigen eine positive Parallaxe ihrer Schatten; dieselben verändern ihren Platz gleichsinnig mit der Sehachse. Eine zweite Methode, die Lage der entoptischen Objecte zu bestimmen, ist die von Brewster angegebene, von Donders vervollkommnete. Statt einer Oeffnung bringt man zwei in geringem Abstand von einander (1,5 Mm.) in einer Metallplatte vor das Auge, so dass zwei divergirende Büschel paralleler Strahlen durch den Glaskörper gehen, und zwei Zerstreuungskreise auf der Netzhaut bilden, mithin auch von jedem entoptischen Object ein Doppelbild entsteht. Die Doppelbilder müssen um so weiter von einander liegen, je entfernter die Objecte, denen sie angehören, von der Netzhaut. Objecte, welche in der Pupillarebene liegen, müssen ihre Doppelbilder ebenso weit von einander entfernt werfen, als die Mittelpunkte der beider Zerstreuungskreise von einander entfernt sind; Objecte, welche vor diesen

Ebene liegen, bilden Doppelbilder von grösserem, solche, welche hinter der Ebene liegen, Doppelbilder von geringerem Abstand, als der der Mittelpunkte ist. Die Abstände misst man, indem man die Doppelbilder auf eine weisse Fläche projicirt.

Die *mouches volantes* zeigen Bewegungen, und zwar muss man zwischen wahren und scheinbaren Bewegungen derselben unterscheiden. Die scheinbaren sind von den Bewegungen der Sehachse abhängig. Zeigt sich ein solches Gebilde in seitlichen Theilen des Sehfeldes, so bemühen wir uns unwillkührlich, um es deutlich zu sehen, die Sehachse darauf zu richten; da nun der Schatten in entsprechendem Grade, als wir diese bewegen, ausweicht, so kommt es uns vor, als ob ein objectiver Körper im äusseren Sehfeld hinwegschwebte (daher der Name: fliegende Mücken), indem wir uns meist der ausgeführten Drehungen des Auges nicht klar bewusst werden. Allein es giebt auch wahre Bewegungen dieser Gebilde. Wenn man das Auge von unten nach oben bewegt hat, und plötzlich die Gesichtsachse in unveränderter Richtung festhält, so bemerkt man, dass ein Theil der Ringe und Kügelchen nach oben schweben, um bald darauf wieder allmälig nach unten zu sinken. Doncan hat diese Bewegungen und ihre Ursachen in Verbindung mit den übrigen Eigenschaften der einzelnen Formen der *mouches volantes* einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen, deren Resultate wir kurz wiedergeben. Alle entoptisch wahrgenommenen Schatten sind grösser, als die entsprechenden Körperchen im Glaskörper, welche sie werfen; je dichter letztere an der Netzhaut, desto kleiner im Allgemeinen die Schatten. Wenige der Körperchen befinden sich bei ruhendem Auge in der Nähe der Sehachse, obwohl sie auch hier nicht ganz fehlen; die drei ersten oben genannten Formen befinden sich im Glaskörper viel mehr oberhalb als unterhalb der Sehachse, und kehren dahin zurück, wenn sie durch Augenbewegungen unter die Achse gebracht worden sind; alle diese Formen befinden sich, wie auch die anatomische Untersuchung bestätigt, in einem Abstand von höchstens 4 Mm. von der Retina. Dagegen liegen die oben zuletzt beschriebenen Häutchen zum grössten Theil dicht hinter der Linse, und strecken sich hauptsächlich von oben nach unten aus; ein kleiner Theil solcher Häutchen, und zwar dünnere, liegt aber auch näher an der Netzhaut, und zwar besonders unterhalb der Gesichtsachse, nur einzelne oberhalb. Einige dieser Häutchen scheinen mit der *membrana hyaloidea* zusammenzuhängen, andere frei in dem Glaskörper zu schweben. Die Bewegungen der Mücken zwingen uns zu der Annahme, dass die schattenwerfenden Gebilde in einer Flüssigkeit beweglich suspendirt sind. Die wahren Bewegungen, welche beim plötzlichen Stillhalten der Achse sich zeigen, erklärt Doncan aus dem Verharren der schwebenden Körperchen in der ihnen mitgetheilten Bewegung, und erläutert diese Erklärung durch Versuche mit in Flaschen eingeschlossenen Flüssigkeiten, in welchen kleine Theilchen suspendirt waren. Die fraglichen Körperchen liegen grösstentheils oberhalb der Sehachse. Wird nun das vorderste Ende der letzteren schnell nach oben bewegt, und bei horizontaler Lage stillgehalten, so hat sich das hintere Ende

derselben ebenso schnell nach unten bewegt; die in der Nähe dieses Endes schwebenden Gebilde setzen nach dem Stillstand die mitgetheilte Abwärtsbewegung fort, so dass sie unter die Achse sinken, ihre Schatten also scheinbar nach oben steigen. Darauf kommen sie zur Ruhe, und später steigen sie wieder in die Höhe, theils in Folge ihres geringen specifischen Gewichtes, theils in Folge der durch die Abwärtsbewegung erzeugten Torsion von Fasern und Häutchen, mit denen sie verbunden sind; dieses Aufsteigen zeigt sich als scheinbares Sinken der nach aussen projicirten Schatten. So viel von diesen *mouches volantes*. Schliesslich bemerken wir noch, dass Manche mit diesem Namen nicht die eben beschriebenen Schatten, sondern die im Sehfeld durcheinander flimmernden Lichtpunkte, also das durch die Congestion bedingte Druckphänomen bezeichnen.

Ausser den im Vorigen erörterten entoptischen Erscheinungen giebt es noch eine Anzahl anderer, welche jedoch zum Theil weniger genau untersucht, zum Theil nur individuelle Wahrnehmungen sind. Wer mit solcher Sorgfalt und Ausdauer sein Sehfeld unter den verschiedensten Verhältnissen studirt, wie Purkinje, wird sicher allmälig zur Wahrnehmung einer grossen Menge der von diesem Forscher beschriebenen und abgebildeten wunderbaren Phänomene gelangen.

[1] Vergl. Purkinje, *Beitr. zur Kenntniss des Sehens in subject. Hinsicht*, Prag 1819, pag. 89; 2. Heft, Berlin 1825, pag. 117; Meissner, *Beitr. zur Physiol. des Sehorgans*, pag. 78; H. Mueller, *die entopt. Wahrnehmung der Netzhautgefässe*, Würzburg 1855; Ruete, *physikal. Unters. des Auges*, Leipzig 1854. — [2] Purkinje, *Beiträge* I, *Fig.* 25. und 28. — [3] Purkinje ebendas. pag. 90 und *Fig.* 23 und 24; Burow, *der gelbe Fleck im eigenen Auge sichtbar*, Mueller's *Arch.* 1854, pag. 166, *Taf.* VIII, *Fig.* 1; Meissner und Mueller a. a. O. — [4] Burow giebt die Länge des vermeintlichen Hügels, welcher das leuchtende Oval erzeugt, zu 0,68''', die Breite zu 0,47''' an. — [5] Listing, *Beitrag zur physiol. Optik*, Göttingen 1845; Donders, *Nederl. Lanc.* 1846—1847, 2. Ser. D. II. pag. 345, 432 u. 537, deutsch im *Arch. f. phys. Hlk.* Bd. VIII. pag. 30; Brewster, *on the opt. phenom, nat. and local. of muscae volitant., Edinburgh. Transact.* Vol. XV. pag. 377; Doncan, *de bouw van het glasacht. ligchaam etc., Onderzoek. ged. in het phys. Labor. der Utrecht. hoogesch. Jaar VI*, 1853—1854, pag. 171. Während des Druckes kamen mir die Aushängebogen von Helmholtz's *physiologischer Optik* in Kersten's *Encyclop. d. Phys.* Leipzig bei L. Voss zu Gesicht, pag. 150 daselbst findet sich eine treffliche durch Abbildungen erläuterte Darstelluug der fraglichen Phänomene.

DRITTES KAPITEL.

LEISTUNGEN DER CENTRALORGANE DES NERVENSYSTEMS.

ALLGEMEINES.

§. 251.

Das schwierigste Kapitel der Nervenphysiologie, ja der gesammten Physiologie ist die Lehre von den Functionen der Centralorgane, des

Gehirns und Rückenmarks und der Ganglien. Trotz zahlloser sorgfältiger Forschungen, einerseits anatomischer und mikroskopischer Untersuchungen, andererseits physiologischer Experimentalarbeiten alter und neuester Zeit ist diese Lehre immer noch nur ein gebrechliches lückenhaftes Gebäude, zum Theil auf unsicherem Boden aufgeführt, welches jeder Tag zum Wanken bringen kann. Es giebt kaum ein zweites Kapitel, welches eine so reiche, selbst an glänzenden, durchgreifenden Entdeckungen reiche Geschichte aufzuweisen hat, und doch müssen wir bekennen, dass alle positiven Thatsachen, die wir besitzen, alle logisch darauf gebauten Schlüsse nur vereinzelte Bausteine sind, welche sich wohl durch Hypothesen zu einem gewissen Zusammenhange verbinden lassen, nicht aber zum festen harmonischen Bau. Eine nüchterne Betrachtung zeigt uns die Dürftigkeit und Unsicherheit der Grundlagen, den Mangel der wesentlichsten Verbindungsglieder und Schlusssteine, und die zum Theil oberflächliche Rohheit des einigermaassen sicheren Materials. So lange es eine Physiologie giebt, hat man nach den Leistungen der Maschinen, mit welchen die Seele arbeitet, geforscht, aber erst in der allerneusten Zeit ist ein Blick der Erkenntniss in die wahre Elementarorganisation dieser Maschine und den Zusammenhang ihrer Elemente geworfen worden. So unendlich wichtig diese Einsicht, die sichere Erkenntniss, dass Gehirn und Rückenmark nichts als Complexe untereinander zusammenhängender Fasern und Zellen sind, der Nachweis, oder wenigstens die Ahnung der anatomischen Bahnen, auf welchen centripetale und centrifugale Nervenerregung geleitet, der Heerde, in welchen letztere entsteht, erstere auf die Seele wirkt, oder die eine in die andere umgesetzt wird, so haben doch gerade diese Entdeckungen so viel neue schwierige Probleme zu Tage gefördert, dass das Endziel der physiologischen Forschung immer weiter, in unabsehbare Ferne rückt. Es wird die Bedeutung dieses paradoxen Ausspruchs aus der speciellen Betrachtung nur zu klar werden.

Der physiologische Begriff eines Nervencentralorganes ist leicht aus den Begriffsbestimmungen, welche wir von der Leistungsfähigkeit und den wirklichen Leistungen der peripherischen Nerven gegeben haben, abzuleiten; überall mussten wir den Centraltheilen eine wesentliche Hauptrolle bei diesen Leistungen zuerkennen. Wir verstehen unter Centralorganen diejenigen Nervenapparate, in welchen einestheils die motorischen Nervenfasern in Erregungszustand versetzt werden, sei es durch den Willen, sei es unwillkührlich, automatisch, oder auf dem Wege der Uebertragung von anderen erregten Nervenfasern aus, in welchen andererseits die ankommenden Erregungszustände der sensibeln Nervenfasern Vorgänge erzeugen, aus welchen für die Seele die mannigfachen Qualitäten der Empfindung hervorgehen, drittens endlich die physischen Apparate, durch welche die höheren Seelenactionen vermittelt werden. Auch eine anatomische (histiologische) Begriffsbestimmung des Centralorganes können wir geben, seitdem wir wissen, dass alle die genannten das Centralorgan charakterisirenden Functionen nur durch Vermittlung der Nervenzellen, die wir schon

früher als die centralen End- und respective Ursprungsorgane der leitenden Nervenfasern kennen gelernt haben, zu Stande kommen. Wenn demnach der Name des Centralorgans den Theilen, in welchen diese Zellen sich befinden, zukommt, so müssen wir strenggenommen der weissen Substanz des Hirns und Rückenmarks, welche die descriptive Anatomie natürlich mit zu den Nervencentris rechnet, diese Bedeutung absprechen, und in der That werden wir sehen, dass die weisse Substanz vor einem peripherischen Nervenstamm nichts voraus hat, wie dieser nur als Leitungsweg fungirt. Die besonderen Fähigkeiten und Leistungen, welche man hier und da, selbst neuerdings noch den Fasern der weissen Substanz, den Fasern der Nervenstämme gegenüber, vindicirt hat, lassen sich als Irrthümer erweisen.

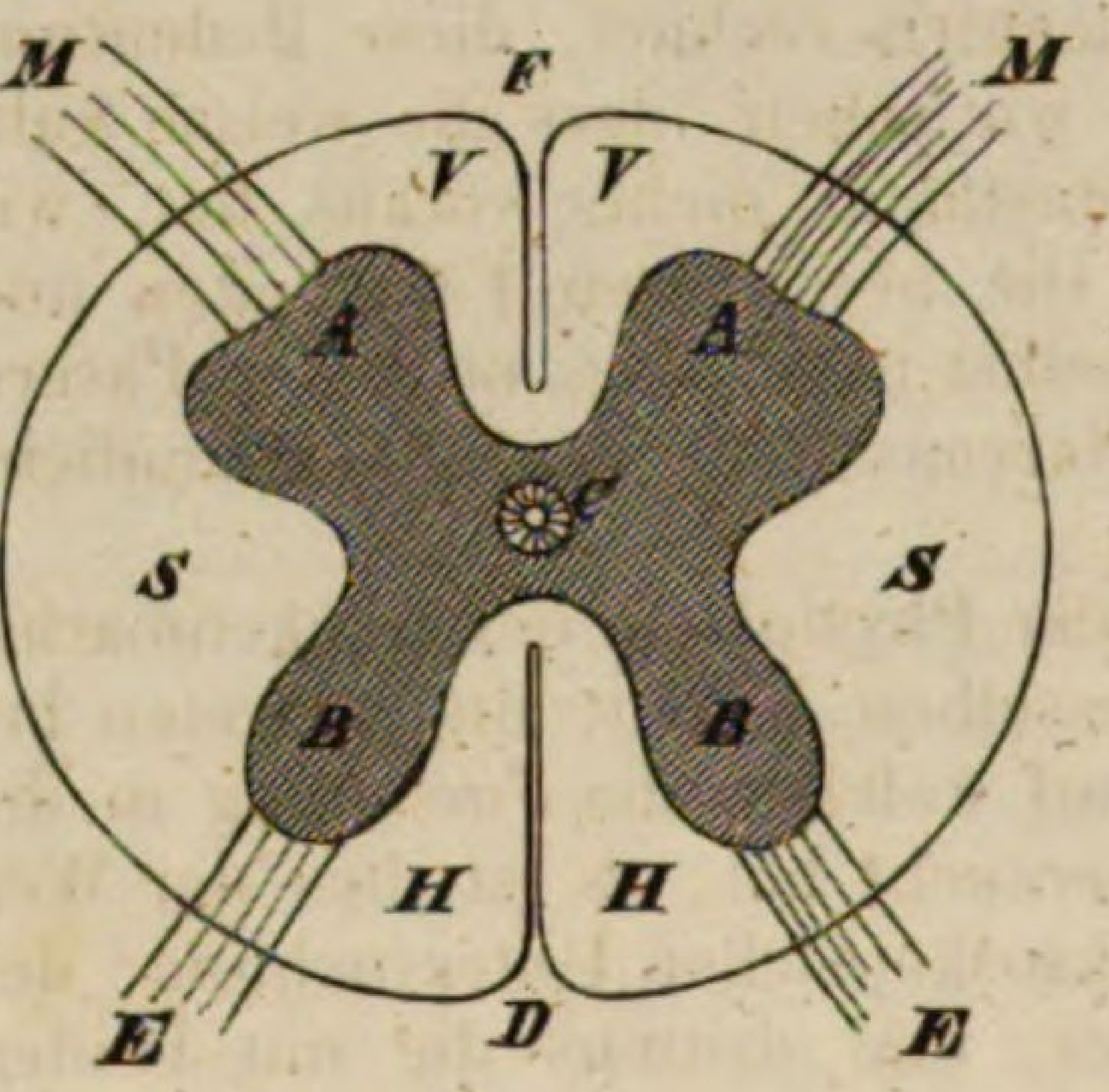
Wir beginnen im Folgenden mit der Physiologie des Rückenmarks, der relativ einfacheren Verhältnisse desselben wegen, und betreten bei unserer Darstellung dieselben Wege, auf welchen die Forschung in die Räthsel dieses Organes einzudringen versucht hat; es ist dies der Weg der anatomischen und insbesondere mikroskopischen Untersuchung, der Weg des physiologischen Experimentes, und drittens die mit beiden Forschungsmethoden Hand in Hand gehende Benutzung pathologischer und pathologisch-anatomischer Beobachtungen.

PHYSIOLOGIE DES RUECKENMARKS.

§. 252.

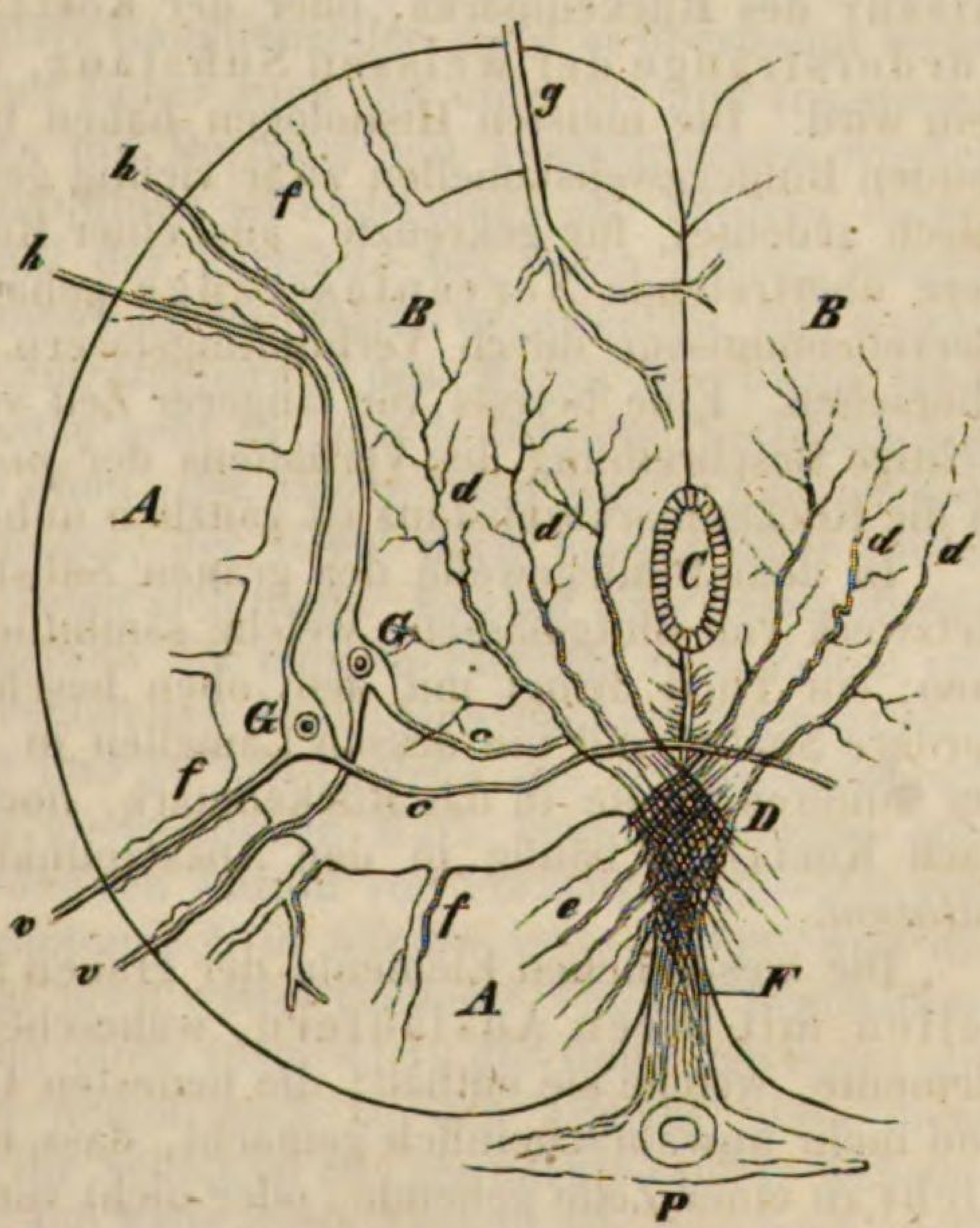
Structur des Rückenmarks.[1] Das Rückenmark stellt bekanntlich einen an das Gehirn durch die *medulla oblongata* sich anschliessenden Strang dar, welcher durch die vordere und hintere Längsspalte unvollständig in zwei symmetrische Seitenhälften getheilt wird; aus jeder dieser Hälften treten in zwei hintereinander liegenden Reihen die zur Peripherie des Körpers laufenden Nervenfasern, in grösserer Anzahl zu je einem Stämmchen, Nervenwurzel, zusammengepackt aus. Wir werden vorläufig nur von vorderen und hinteren Nervenwurzeln reden, da wir erst später zu beweisen haben, dass die vorderen die motorischen Nerven, die hinteren die sensibeln Nerven ausschliesslich enthalten, strenggenommen daher nur die vorderen als Wurzeln zu bezeichnen sind, wenn wir auf den physiologischen Verlauf des Erregungsprocesses in den Fasern Rücksicht nehmen, während die sogenannten hinteren Wurzeln vielmehr die Enden der Stämme der sensibeln Fasern darstellen, als deren physiologische Wurzeln die peripherischen Endverzweigungen zu betrachten sind. Auf Querschnitten des Rückenmarks (vergl. Ecker, *Ic. Taf.* XV, *Fig.* I), wie die umstehende Figur einen darstellt, sieht man, dass dasselbe aus zwei schon dem Aussehen nach verschiedenen Substanzen besteht, einer peripherischen weissen und einer centralen grauen Substanz. Die graue Substanz hat auf Querschnitten ohngefähr die Gestalt eines liegenden Kreuzes oder eines H;

man unterscheidet an ihr einen mittleren Theil und zwei Paare von Hörnern, die vorderen Hörner AA und die hinteren Hörner BB. In ihrer Mitte, in der Achse des Rückenmarks, zeigt sich der Durchschnitt des Centralkanals C, eines das ganze Mark durchlaufenden, innerlich mit einem regelmässigen Cylinderepithel austapezierten Kanals, des letzten Restes der zur Röhre geschlossenen Rückenfurche des Embryo.[2] Die weisse Substanz wird durch die beiden Spalten FD in zwei nur am Grunde der vorderen Spalte zusammenhängende Seitenhälften getrennt; in jeder dieser Seitenhälften (welche, wie wir sehen werden, aus longitudinal verlaufenden Nervenröhren bestehen), unterscheidet man drei Stränge, welche durch die Spalten und die durch die weisse Substanz hindurchtretenden Nervenwurzeln in der Weise abgegränzt werden, dass die Vorderstränge VV zu beiden Seiten der vorderen Längsspalte bis zur Austrittsstelle der vorderen Wurzeln (MM) reichen, die Seitenstränge SS zwischen beiden Wurzeln eingeschlossen liegen, die Hinterstränge HH von den hinteren Wurzeln EE bis zur hinteren Spalte D sich ausdehnen. Es sind diese Stränge jedoch keineswegs streng von einander geschieden, sondern hängen auf das Innigste zusammen; jede Seitenhälfte des Rückenmarks ist strenggenommen eine einzige Masse von Längsfasern, welche nur stellenweise von den durchsetzenden Querfasern der Nervenwurzeln auseinandergedrängt sind.



Die histiologischen Elemente des Rückenmarks sind einestheils wesentliche, Nervenröhren und Nervenzellen, anderntheils unwesentliche, und zwar das nirgends fehlende Bindegewebe mit seinen Zellen (Bindegewebskörperchen) und Zellfasern, und Blutgefässe; weisse und graue Substanz unterscheiden sich beträchtlich in Betreff des Vorkommens, der Beschaffenheit und Vertheilung dieser Gewebselemente. Die weisse Substanz besteht fast ausschliesslich aus Nervenfasern, welche durch formlose Bindegewebssubstanz zusammengehalten, dicht aneinander laufen; sie enthält gar keine Nervenzellen, und nur wenig durchtretende von Bindegewebszügen begleitete Gefässe. Die Nervenfasern der weissen Substanz selbst verlaufen sämmtlich longitudinal, die quer und schräg in derselben verlaufenden sind nur die Fasern der Nervenwurzeln, welche, um zur grauen Substanz, in welche sie alle eintreten, zu gelangen, die longitudinalen Faserzüge durchsetzen müssen. Die Beschaffenheit dieser Fasern ist dieselbe, wie die der peripherischen, nur dass sie dünner als die Mehrzahl der letzteren (0,0012—0,0048‴ Koelliker) sind, und sehr zarte leicht zerreissliche Scheiden besitzen. Die Grundmasse der grauen Substanz besteht aus Bindegewebe

mit zahlreichen verästelten, und durch ihre Ausläufer untereinander anastomosirenden, einen oder mehrere Kerne enthaltenden **Bindegewebskörperchen**, welche bis vor Kurzem meist für kleinere multipolare Ganglienzellen gehalten worden sind, und mit zu feinen Fasern ausgewachsenen Zellen, d. i. **elastischen Fasern**. Die Existenz einer bindegewebigen Grundlage der grauen Substanz, sowie deren nähere Beschaffenheit und ihr gleich zu beschreibender Zusammenhang mit der *pia mater* des Rückenmarks ist erst ganz kürzlich nachgewiesen; während bisher nicht einmal das Bindegewebe als Bestandtheil der grauen Substanz überhaupt erwähnt wurde, von Koelliker noch auf die nächste Umgebung des Centralkanals (als **centraler grauer Kern**, oder **centraler Ependymfaden**) beschränkt wird, ist jetzt dasselbe als die Hauptmasse zu betrachten, in welcher sich relativ sehr wenige nervöse Gewebselemente eingebettet finden. Die wichtigsten Aufschlüsse verdanken wir den unter Bidder's Leitung ausgeführten sorgfältigen Untersuchungen des Froschrückenmarks von Kupfer. Nach diesem besteht das Bindegewebe der grauen Substanz aus einer formlosen, gallertartigen Intercellularsubstanz, in welcher die beschriebenen, zum elastischen Gewebe gehörigen Zellen und Fasern eingelagert sind, wie die Knorpelzellen in die formlose Zwischenzellensubstanz dieses Gewebes. Es zeigt sich aber auf Querschnitten eine eigenthümliche Anordnung in dieser Grundmasse der grauen Substanz; man bemerkt, wie dies die beifolgende Figur nach Kupfer darstellt, um den Centralkanal herum concentrische wellenförmig verlaufende Streifen *dd* in der grauen Substanz *B*, welche von dem Grund der vorderen Rückenmarksspalte aus divergirend nach hinten ausstrahlen, und sich in der hinteren Hälfte der grauen Substanz verlieren. Jeder solche Streifen besteht aus mehreren im Allgemeinen parallelen, aber undeutlichen, unterbrochenen Linien, und von seinen Seiten laufen, wie die Aeste eines Gefässes, feinere Streifchen von gleichem Ansehen in die Grundmasse aus.



Am Grunde der vorderen Rückenmarksspalte, wo die Streifen beider Seitenhälften aufeinander treffen, **kreuzen** sich dieselben, wie es die Figur darstellt, und bilden auf diese

Weise ein rhombisches Gitterwerk *D*, dessen eine Spitze nach dem Centralkanal, die andere nach der vorderen Spalte gerichtet ist. Bei genauerer Betrachtung ergiebt sich nun, dass diese Kreuzung der Streifen nur zum Theil innerhalb des Rückenmarks, zum Theil dagegen bereits innerhalb des membranösen Fortsatzes *F*, welcher von der *pia mater P* des Rückenmarks aus sich in dessen vordere Spalte bis zum Grunde erstreckt, vor sich geht. Der grösste Theil der Streifen geht nach der Kreuzung mit denen der anderen Seite innerhalb dieses Fortsatzes weiter zur *pia mater*, um mit deren Gewebe zu verschmelzen; ein kleiner Theil jedoch bleibt im Rückenmark, und strahlt in kleinen Abständen *ee* in die Vorderstränge der weissen Substanz der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte aus, um hier sich in das die Nervenröhren zusammenhaltende Bindegewebe zu verlieren. Aus diesen Thatsachen folgt, dass gewissermaassen die *pia mater* einen Grundstock, ein Skelett des Rückenmarks bildet, indem sie durch ihren blattartigen Fortsatz, welcher die vordere Spalte ausfüllt, eine Menge sich kreuzender Bindegewebslamellen in das Rückenmark hineinschickt, welche darin wie die Rippen eines Blattes nach allen Seiten ausstrahlen und secundäre Lamellen in die Zwischenräume abgeben. Zweitens aber giebt uns dieser Nachweis eine ganz überraschende Aufklärung in Betreff der Natur der sogenannten vorderen oder weissen Commissur des Rückenmarks, oder der Koelliker'schen Kreuzung der Vorderstränge der weissen Substanz, von welcher unten die Rede sein wird. Die meisten Histiologen haben bisher die bei *D* sich kreuzenden Bindegewebslamellen zwar richtig gesehen und abgebildet, aber falsch gedeutet, für gekreuzte, aus einer Rückenmarkshälfte in die andere übertretende Nervenfaserzüge gehalten, dabei aber die wahre Nervencommissur durch Verbindungsfasern beiderseitiger Nervenzellen übersehen. Eine bereits vor längerer Zeit von Arnold[3] gegebene ganz richtige Beschreibung des Verhaltens der *pia mater*, ihres Ausstrahlens in die Rückenmarkssubstanz ist gänzlich unbeachtet geblieben.

In dem Bindegewebe der grauen Substanz findet sich ein reiches Netzwerk von Blutgefässen, welche sämmtlich aus der *pia mater* stammen; ein Theil dringt mit dem oben beschriebenen Fortsatz *F* in die vordere Spalte und mit dessen Lamellen in das Mark, andere treten in der hinteren Spalte in das Rückenmark, noch andere an den Seiten (*g*), nach Koelliker häufig in den Ansatzpunkten des *ligamentum denticulatum*.

Die wesentlichen Elemente der grauen Substanz sind die Nervenzellen mit ihren Ausläufern, wahrscheinlich die einzigen Nervenelemente, welche sie enthält; die neuesten Untersuchungen haben mehr und mehr unwahrscheinlich gemacht, dass in der grauen Substanz eine nicht zu einer Zelle gehende, oder nicht von einer solchen ausgehende, nur durchtretende Nervenfaser vorkomme. Die Nervenzellen des Rückenmarks gehören sämmtlich zu der grösseren Art; besonders gross sind die in den Spitzen der Vorderhörner gruppenweise gelagerten. Nach den neuesten Untersuchungen beschränkt sich bei Amphibien und Fischen

das Vorkommen der Ganglienzellen im Rückenmark auf diese beiden Gruppen, welche zu beiden Seiten des Centralkanals in den vorderen Parthien der grauen Substanz liegen. Bei dem Menschen wurden bis vor Kurzem die Ganglienzellen über die ganze graue Substanz zerstreut, stellenweise dichter gedrängt, angenommen; seitdem man die Bindegewebskörperchen in einem guten Theil der vermeintlichen kleinen Ganglienzellen erkannt, hat man das Vorkommen auf die vorderen und hinteren Hörner der grauen Substanz reducirt. Uebereinstimmend lauten die Angaben über die in der Spitze der ersteren angehäuften ausgezeichneten, auf jedem Querschnitt nachzuweisenden grossen Ganglienzellen, das Verhalten dieser Gebilde in den hinteren Hörnern dagegen und insbesondere deren Relation zu den Nervenfasern bedarf beim menschlichen Rückenmark noch sehr der weiteren Untersuchung. Die kleinen Zellen der sogenannten *substantia gelatinosa* an den Spitzen der Hinterhörner sind sicher Bindegewebskörperchen. Die Ganglienzellen der Vorderhörner haben bei den meisten Thieren auf Querschnitten eine mehr weniger deutliche dreieckige Gestalt, mit ziemlich constanter (durch die Bestimmung der Fortsätze bedingter) Richtung der Winkel; auf Längsschnitten erscheinen sie in der Richtung der Rückenmarksachse lang gestreckt. Alle Ganglienzellen des Rückenmarks sind multipolare, die Zahl der von ihnen ausgehenden Fortsätze ist mindestens vier. Apolare Ganglienzellen giebt es überhaupt nicht, das Rückenmark entbehrt aber sicher auch der uni-, bi- und tripolaren, wie zuerst von Rud. Wagner mit Bestimmtheit ausgesprochen worden ist. Bei den Fischen und Amphibien ist neuerdings zur Evidenz dargethan, dass die constante Zahl der Fortsätze bei jenen Zellen, welche denen der Vorderhörner des menschlichen Marks entsprechen, und welche jedenfalls die wichtigsten Centralapparate des Marks überhaupt sind, vier ist. Jeder dieser Fortsätze geht in ganz bestimmter Richtung von der Zelle aus, der eine nach oben, der zweite nach hinten und aussen, der dritte nach vorn und aussen, der vierte nach innen; jeder dieser Fortsätze bleibt einfach, verästelt sich nicht. Es sind aber neben diesen Zellen mit vier Ausläufern gerade bei einigen Fischen auch Zellen mit mehrfachen und zum Theil verästelten Ausläufern nachgewiesen worden (Ecker, *Ic. Taf.* XIV, *Fig.* 9 und 10 stellt solche aus dem Rückenmark von Petromyzon dar.)[4] Im menschlichen Mark kommen ebenso entschieden Zellen mit einer grösseren Anzahl von Fortsätzen (5—20) vor, von denen ein Theil sich dichotomisch in feinere Aeste spaltet, und die Aeste zum Theil sich secundär noch weiter theilen.[5] Von der Beschaffenheit dieser Fortsätze ist schon oben (pag. 418) die Rede gewesen; die meisten neueren Histiologen neigen sich zu der Ansicht, dass diese Fortsätze, gleichviel welches ihr Schicksal ist, als nackte, solide Achsencylinder zu betrachten sind. Ich halte diese Ansicht für durchaus nicht erwiesen, und bin aus früher erörterten Gründen entschieden der Ueberzeugung, dass auch diese Zellenfortsätze im frischen Zustande aus einer Scheide und einem flüssigen Inhalt bestehen. Dass sie in Präparaten, die durch Chromsäure erhärtet sind, als solide zerbrechliche Fasern,

an denen keine Hülle zu sehen und zu sondern ist, erscheinen, ist Folge der chemischen Einwirkung der Chromsäure. Die Schicksale der Nervenzellenfortsätze im Allgemeinen sind ebenfalls oben erörtert; wir werden sogleich ihre speciellen Bestimmungen im Rückenmark aufsuchen, und schicken nur voraus, dass auch hier mehr und mehr als ausnahmsloses Gesetz sich herausstellt, dass der eine Theil der Ausläufer in Nervenfasern übergeht, und zwar theils in die Fasern der Nervenwurzeln, theils in die longitudinalen Fasern der weissen Rückenmarkssubstanz, der andere Theil zur Verbindung der Ganglienzellen untereinander dient, und zwar theils Zellen derselben Rückenmarksseite, theils Zellen der entgegengesetzten Hälften verbindet, also Commissurenfasern darstellt. Eine freie Endigung solcher Fortsätze ist im Rückenmark ebenso unwahrscheinlich, und trotz der bestimmtesten Behauptungen einzelner Histiologen ebensowenig erwiesen, als in irgend einem Theile der Centralorgane. Theilweise hat man wohl auch Bindegewebskörperchen mit verästelten Ausläufern für solche Nervenzellen mit frei endigenden Fortsätzen gehalten.

Wir wenden uns zu der schwierigen Frage, nach dem Zusammenhang der so beschaffenen Gewebselemente des Rückenmarks, nach der Textur dieses Complexes von Nervenfasern und Nervenzellen. Eine genaue Beantwortung dieser anatomischen Frage ist hier, bei Rückenmark und Hirn, von grösserer Wichtigkeit, als bei anderen Organen, weil in derselben zugleich fertige Antworten auf die nächstliegenden Fragen der Physiologie enthalten sein müssen. Es gleicht das Nervencentrum einem Telegraphenbureau, von welchem nach allen Richtungen hin Leitungen ausgehen. Wollen wir in einem solchen eine klare Uebersicht der Leistungen des complicirten Apparates, der in mannigfachster Richtung sich durchkreuzenden Dräthe, der Schreib- und Sprechapparate u. s. w. erhalten, so müssen wir genau den Mechanismus analysiren, jeden Drath auf seinem Wege verfolgen, seine Verbindungen mit den Apparaten und Batterien aufsuchen, den Verlauf der Dräthe ausserhalb des Bureaus erfragen. So auch im Hirn und Rückenmark, in welchem die Fasern den Dräthen, die Nervenzellen sowohl den Sprechapparaten, durch welche eine Faser erregt und ihre Erregung nach der Peripherie geschickt, als den Schreibapparaten, in welchen der ankommende Erregungszustand einer Leitungsfaser in noch unbekannter Sprache die Art der Einwirkung auf ihr entferntes peripherisches Ende kundgiebt, als endlich auch den Vorrichtungen gleichen, durch welche verschiedene Leitungswege, verschiedene Stationen in Verbindung zum Zweck des sogenannten „Durchsprechens“ gesetzt werden. Der Weg, welchen wir bei dieser anatomischen Analyse zu gehen haben, liegt klar vor; wie wir im Telegraphenbureau von den Dräthen ausgehen werden, welche von aussen hereintreten, so führt im Rückenmark die Verfolgung der aus den vorderen und hinteren Wurzeln eintretenden Nervenfasern zur Erkenntniss des ganzen Mechanismus, der Bedeutung und Bestimmung aller Leitungswege und ihres Zusammenhanges mit den Centralapparaten. Eben diese Verfolgung ist aber mit so ausser-

ordentlichen Schwierigkeiten verknüpft, dass es kein Wunder ist, wenn wir noch kein vollkommen klares, unbestrittenes Schema des Faserverlaufs im Rückenmark vorlegen können, wenn selbst die unseres Erachtens glänzenden Fortschritte der neuesten Histiologie noch schroffen Widerspruch bei den gewichtigsten Autoritäten finden.

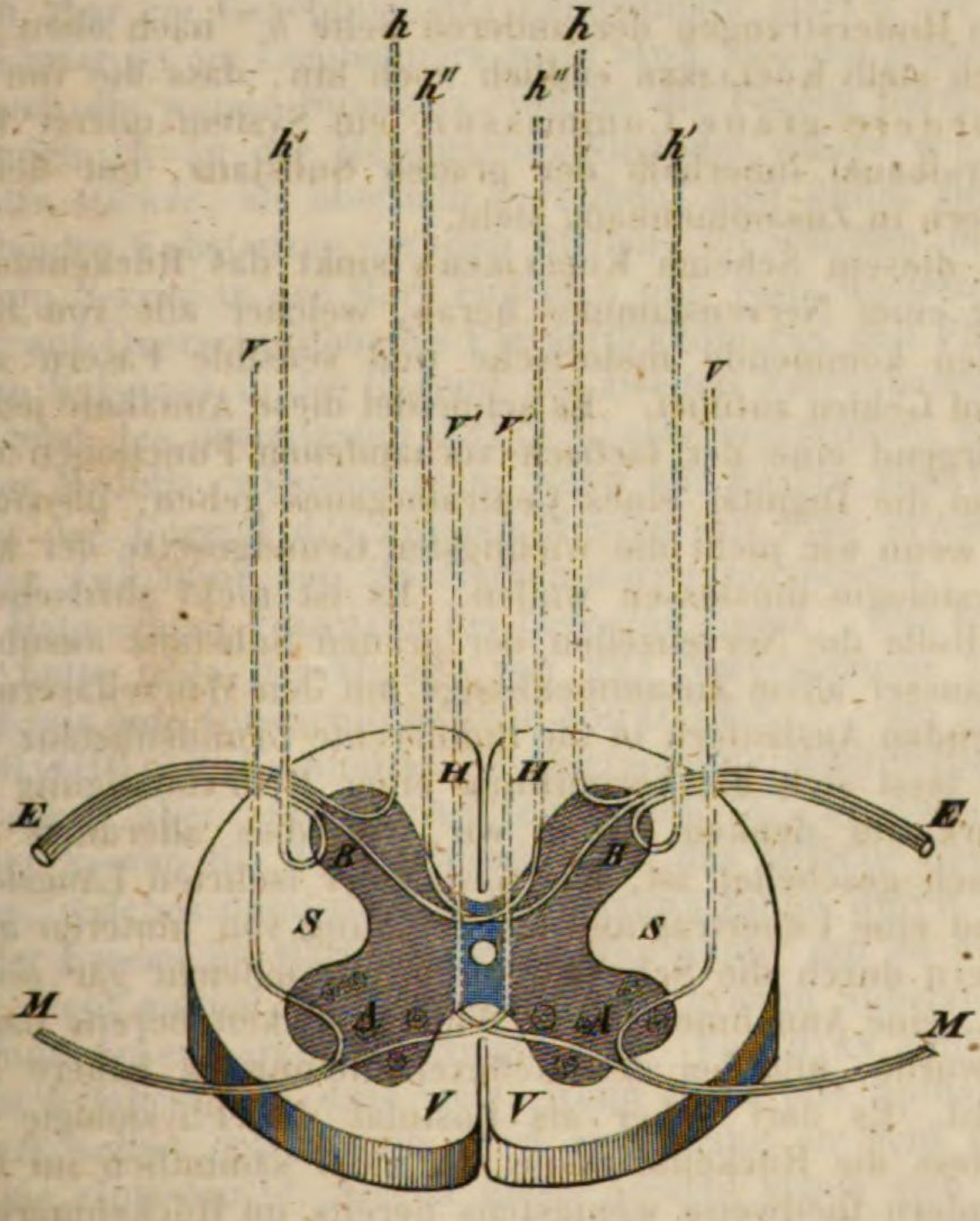
Die einfachste Methode, die Verfolgung mit Nadel und Messer, welche ohne besondere Schwierigkeiten den Verlauf des peripherischen Nervensystems erkennen gelehrt hat, führt in den Centralorganen nicht zum Ziel. Die Resultate, welche bis jetzt dem geheimnissvollen Organ abgerungen worden sind, verdankt die Histiologie fast ausschliesslich einer anderen Methode, der Untersuchung feiner, durchsichtiger Segmente des (in Chromsäurelösungen) erhärteten Rückenmarks unter dem Mikroskop. Es gilt, die verschiedenen Ansichten, welche die Beobachtung einer Anzahl in verschiedenen Höhen geführter Querschnitte, und senkrechter Schnitte (welche verschiedene Winkel mit den Ebenen bilden, die das Mark in eine vordere und hintere, oder zwei symmetrische Seitenhälften theilen) gewährt, zu Gesammtbildern zu combiniren. Die Schwierigkeiten dieser Methode sind dreierlei Art, einmal die Schwierigkeiten der Herstellung feiner Schnitte, zweitens die Schwierigkeiten der Beobachtung derselben, welche so gross sind, dass Stilling und Wallach, welche diese Methode zuerst in Anwendung brachten, die Gegenwart von Nervenzellen im Rückenmark gänzlich in Abrede stellten,[6] dass Koelliker noch heute die regelmässige Endigung der vorderen Wurzelfasern in den Nervenzellen der Vorderhörner läugnet, und dann drittens die Schwierigkeiten der Interpretation dieser Beobachtungen, der Combination aller nacheinander erhaltenen Flächenansichten zu einem körperlichen Schema.

Die Darstellung der Textur des Rückenmarks muss eine kritisch-historische sein; wir können nur die verschiedenen Ansichten kritisch gegeneinander abwägen, müssen jedoch darauf verzichten, eine strenge chronologische Ordnung beizubehalten, und den älteren jetzt ihrer Grundlagen völlig beraubten Ansichten eine ausführliche Betrachtung zu widmen. So machten einst die Untersuchungen von Stilling und Wallach Epoche, und jetzt dürfte kaum eine einzige ihrer Angaben noch in unveränderter Gestalt haltbar sein. Sie betrachteten das Rückenmark als ein Gewebe von queren und longitudinalen durcheinander gesteckten Fasern, die weisse Substanz als nur aus longitudinalen Fasern gebildet, die graue dagegen theils aus feinen horizontal aufeinander geschichteten Fasern, welche in die weisse Substanz ausstrahlen, ohne sich jedoch mit ihr zu verbinden, theils aus zarten longitudinalen mit ersteren sich kreuzenden Fasern bestehend. Erstere bilden eine vordere und hintere graue Commissur, und eine Ringcommissur um den Centralkanal. Die Rückenmarksnerven sind nach ihnen die unmittelbaren Fortsetzungen jener horizontalen Faserzüge der grauen Substanz, die senkrechten Fasern sollen nur zu deren Gruppirung und Verbindung dienen; die Nervenwurzelfasern stehen untereinander in der mannigfachsten Verbindung. Nach dieser Ansicht stellen demnach die Longitudinalfasern

der weissen Substanz ein völlig isolirtes System dar, welches als ganz unfähig zur Nervenleitung bezeichnet wird; es sollen diese Fasern nicht nur nicht die Erregung der Empfindungsfasern zum Hirn oder die im Hirn vom Willen erzeugte Erregung zu den motorischen Fasern leiten, sondern sogar die Empfindung verhindern, wenn sie in grösserer Menge die Querbündel der grauen Substanz durchkreuzen. Dagegen wird den sogenannten grauen Längsfasern die wichtige Rolle zugeschrieben, einestheils durch die Querfasern der hinteren grauen Substanz (mit denen sie in Berührung, aber nicht in anatomischem Zusammenhang angenommen werden) erregt zu werden und dadurch im Hirn Empfindung zu erzeugen, anderntheils die vorderen grauen Querfasern (ebenso durch Querleitung) zu erregen und dadurch Bewegung zu vermitteln. Die jetzt zu Tage liegenden anatomischen Irrthümer entschuldigen die enormen Schwierigkeiten der Untersuchung, die allen Nervenleitungsgesetzen widersprechenden physiologischen Irrthümer entschuldigt der damals noch unsichere Boden der allgemeinen Nervenphysiologie; manche richtige Beobachtung, wie z. B. der Uebergang der vorderen Nervenwurzelfasern in eine vordere graue Commissur, erhält jetzt eine ganz andere Bedeutung. Alle späteren Forscher stimmen wenigstens in dem Hauptpunkte überein, dass die Längsfasern der weissen Substanz die Leitungswege zwischen Gehirn und peripherischen Nerven, die mittelbaren oder unmittelbaren Fortsetzungen der in die graue Substanz eingetretenen Nervenwurzelfasern sind.

Wir gehen von der Koelliker'schen Darstellung des Faserverlaufs im Rückenmark aus, welche im Wesentlichen mit der zuerst von Valentin gegebenen Beschreibung der Textur der Medulla übereinstimmt. Umstehende Figur giebt ein übersichtliches Schema derselben, in der Weise perspectivisch gezeichnet, dass die durch Punkte und Striche angedeuteten Linien die longitudinal und senkrecht zu der Ebene des dargestellten Rückenmarksquerschnittes verlaufenden Fasern der weissen Substanz bezeichnen, während die ausgezogenen Linien den in der Ebene des Schnittes verlaufenden Querfasern entsprechen. Nach Koelliker treten sämmtliche Nervenfasern der vorderen und hinteren Wurzeln durch die weisse Substanz in die graue, gehen aber durch diese nur hindurch, ohne in eine Communication mit deren Nervenzellen zu treten, um dann wieder in die weisse Substanz auszutreten und als Longitudinalfasern der Vorder-, Hinter- oder Seitenstränge geraden Wegs zum Gehirn oder zunächst zur *medulla oblongata* aufzusteigen. Die Fasern der vorderen Wurzeln treten alle in die Vorderhörner A der grauen Substanz, schlagen aber nach ihrem Eintritt zwei verschiedene Wege ein. Ein Theil wendet sich nach innen, tritt durch die innere Gruppe der Ganglienzellen hindurch, läuft in der weissen Substanz quer vor dem hinteren Ende der vorderen Rückenmarksspalte vorbei zur entgegengesetzten Rückenmarkshälfte, wendet sich hier schräg nach oben und steigt als Longitudinalfaser v' des Vorderstranges dieser Hälfte zum Gehirn. Es geht also dieser Theil der rechten vorderen Wurzelfasern in den linken Vorderstrang der weissen Substanz und

umgedreht der entsprechende Theil der linken Wurzelfasern in den rechten Vorderstrang, so dass nach Koelliker in dem Theile der weissen Substanz, welcher zwischen der vorderen Spalte und dem grauen Centrum liegt, der früher sogenannten weissen Commissur, eine Kreuzung eines Theils der vorderen Wurzelfasern, oder eine Kreuzung der Vorderstränge stattfindet. Beiläufig bemerken wir, dass Ed. Weber[7] bereits früher den Uebertritt vorderer Wurzelfasern an der bezeichneten Stelle zur anderen Rückenmarkshälfte gesehen hatte, dass Weber indessen die gekreuzten Fasern nicht in die weissen Vorderstränge der anderen Hälfte, sondern in deren graue Substanz eintreten liess, so dass also der



betreffende Theil der weissen Substanz eine wahre Commissur, eine Verbindung der beiderseitigen vorderen Wurzeln darstellte. Dass diese Ansicht wahrscheinlich die richtigere ist, *mutatis mutandis*, werden wir alsbald sehen. Ein zweiter Theil der in die Vorderhörner der grauen Substanz eingetretenen vorderen Wurzelfasern wendet sich nach Koelliker nach hinten und aussen, tritt schräg in den Seitenstrang derselben Seite über und steigt als Longitudinalfaser desselben *v* zum Gehirn. Mit Berücksichtigung der physiologischen Bestimmung der

vorderen Nervenwurzeln kann man die KOELLIKER'sche Ansicht auch so aussprechen, dass diese Wurzeln einen Theil ihrer Fasern aus den Vordersträngen der gegenüber liegenden Rückenmarkshälfte, einen anderen Theil aus den Seitensträngen derselben Seite beziehen.

Für die Fasern der hinteren Nervenwurzeln E nimmt KOELLIKER zwei oder drei verschiedene Wege an. Dieselben treten sämmtlich in die Spitzen der Hinterhörner B der grauen Substanz ein, wenden sich in derselben zum grössten Theil schräg nach oben, um allmälig in die Hinter- und Seitenstränge derselben Seite überzugehen, und in dieser $h h'$ zum Gehirn emporzusteigen. Ein Theil soll jedoch in der grauen Substanz hinter dem Centralkanal quer zur anderen Rückenmarkshälfte übertreten, also eine hintere graue Commissur bilden, um in den Hintersträngen der anderen Seite h'' nach oben zu steigen. Als möglich stellt KOELLIKER endlich noch hin, dass die von ihm sogenannte vordere graue Commissur, ein System querer Fasern vor dem Centralkanal innerhalb der grauen Substanz, mit den hinteren Wurzelfasern in Zusammenhang steht.

Nach diesem Schema KOELLIKER's sinkt das Rückenmark zu der Bedeutung eines Nervenstammes herab, welcher alle von Rumpf und Extremitäten kommende motorische und sensible Fasern zusammengefasst dem Gehirn zuführt. Es schneidet diese Annahme jede Möglichkeit ab, irgend eine der factisch vorhandenen Functionen des Marks, welche ihm die Dignität eines Centralorganes geben, physiologisch zu erklären, wenn wir nicht die wichtigsten Grundgesetze der allgemeinen Nervenphysiologie umstossen wollen. Es ist nicht abzusehen, welche denkbare Rolle die Nervenzellen der grauen Substanz ausüben sollten, wenn sie ausser allem Zusammenhange mit den Wurzelfasern isolirt mit frei endigenden Ausläufern in die indifferente Grundsubstanz eingebettet liegen; es lässt sich die Vermittlung einer Reflexbewegung durch das Rückenmark nur denken, wenn wir, wie dies allerdings sogar von LUDWIG noch geschehen ist, das Gesetz der isolirten Längsleitung aufheben, und eine Uebertragung der Erregung von hinteren auf vordere Wurzelfasern durch die Scheiden hindurch vielleicht gar *par distance* annehmen, eine Annahme, deren Widersinnigkeit bereits pag. 495 angedeutet wurde, und bei den Reflexerscheinungen nähere Erörterung finden wird. Es darf daher als Postulat der Physiologie angesehen werden, dass die Rückenmarksnerven nicht sämmtlich im Gehirn endigen, sondern theilweise wenigstens bereits im Rückenmark in anatomischen Zusammenhang mit den Centralapparaten desselben treten, dass vordere und hintere Wurzelfasern in irgendwelcher anatomischer Communication innerhalb des Rückenmarks stehen müssen. VOLKMANN hat zuerst die Endigung eines Theils der Nerven im Rückenmark aus den Form- und Maassverhältnissen des letzteren im Vergleich zu den Durchmessern der eintretenden peripherischen Nerven zu beweisen gesucht, und es entspann sich hierüber ein bis auf die neueste Zeit als schwebend betrachteter Streit, indem KOELLIKER VOLKMANN's Beweisführung zu entkräften sich bemühte. Während im Jahre 1838 VOLKMANN[8]

für das Rückenmark des Frosches darzuthun suchte, dass dasselbe an Masse alle aus ihm entspringenden Nerven übertreffe, so dass alle Rückenmarksnerven zusammengelegt noch keinen Cylinder, welcher der Stärke des Rückenmarks gleich käme, gäben, dass es in Betracht der Dünne seiner Fasern sogar einen beträchtlichen Faserüberschuss gegen die Spinalnerven haben müsse, tritt er in seinem trefflichen Artikel „Nervenphysiologie"[9] den entgegengesetzten Beweis an, dass das Rückenmark bei seinem Uebergang in die *medulla oblongata* unmöglich alle die mit den Nervenwurzeln eingetretenen Fasern enthalten könne. Der Gang des Beweises ist kurz folgender: Entsprängen alle Rückenmarksnerven aus dem Gehirn, so müsste das Rückenmark einen Conus bilden, dessen Spitze am letzten Lendenwirbel, dessen Basis am ersten Halswirbel läge. Wir finden aber im Gegentheil das Lendenmark stärker als das Halsmark, und zwar ist am Lendenmark nicht etwa blos die graue Substanz, sondern auch die weisse Substanz, welche die Fasern führt, verstärkt. Ebenso finden wir an der Halsanschwellung die weisse wie die graue Masse relativ stärker, als oberhalb derselben; also findet sich die Verstärkung beider Substanzen an den Stellen, an welchen die grössten Summen von Nerven in das Mark eintreten und resp. austreten. Volkmann fand auf Querschnitten des Pferderückenmarks den Flächeninhalt der weissen Substanz in der Gegend des zweiten Nervenpaares 109 □''', in der Gegend des dreissigsten 121 □''', also beträchtlich grösser, als nahe an der Medulla, während man, wenn alle Fasern zum Gehirn aufstiegen, in der Gegend des zweiten Nerven ein Plus erwarten sollte, welches der Aufnahme von 28 Nervenpaaren entspräche. Noch auffallendere Data erhielt Volkmann bei *Crotalus mutus*. Das Rückenmark desselben hatte trotz der Abgabe von 221 Nervenpaaren am zweiten Halswirbel nur eine Querschnittsfläche von 0,0058 □'', am 221. Wirbel noch von 0,0016 □''; die Summe der Querschnitte sämmtlicher 221 Nervenpaare ergab aber eine Fläche von 0,0636 □'', so dass die Masse sämmtlicher Nerven die des Halsmarkes um das Elffache übertrifft, ein Verhältniss, welches unmöglich in Koelliker's Sinne durch die relative Feinheit der Fasern im Mark erklärt werden kann, um so weniger, als Volkmann nicht einmal den Querschnitt der grauen Substanz von dem des Gesammtrückenmarkes abgezogen hat. Volkmann schliesst daher aus diesen Erfahrungen, dass viele, wenn nicht alle Spinalnerven im Rückenmark selbst entspringen, und zwar nahe an dem Punkte, an welchem sie eintreten.[10] Gegen diese Ansicht erhob sich Koelliker, indem er durch eine ganz entsprechende Reihe von Messungen, wie sie Volkmann beim Pferde und Crotalus angestellt, für das Rückenmark des Menschen darzuthun suchte, dass bei diesem die Dicke der weissen Substanz von oben nach unten beständig abnimmt, dass die Anschwellungen hauptsächlich auf Vermehrung der grauen Substanz beruhen, dass der Querschnitt der weissen Substanz am zweiten Halswirbel, wenn man die Verdünnung der Fasern in Rechnung bringe, hinreichend gross sei, um sämmtliche Nervenwurzelquerschnitte zu decken, alle im ganzen Verlauf eingetretenen Fasern zu enthalten. In Betreff der Details dieser

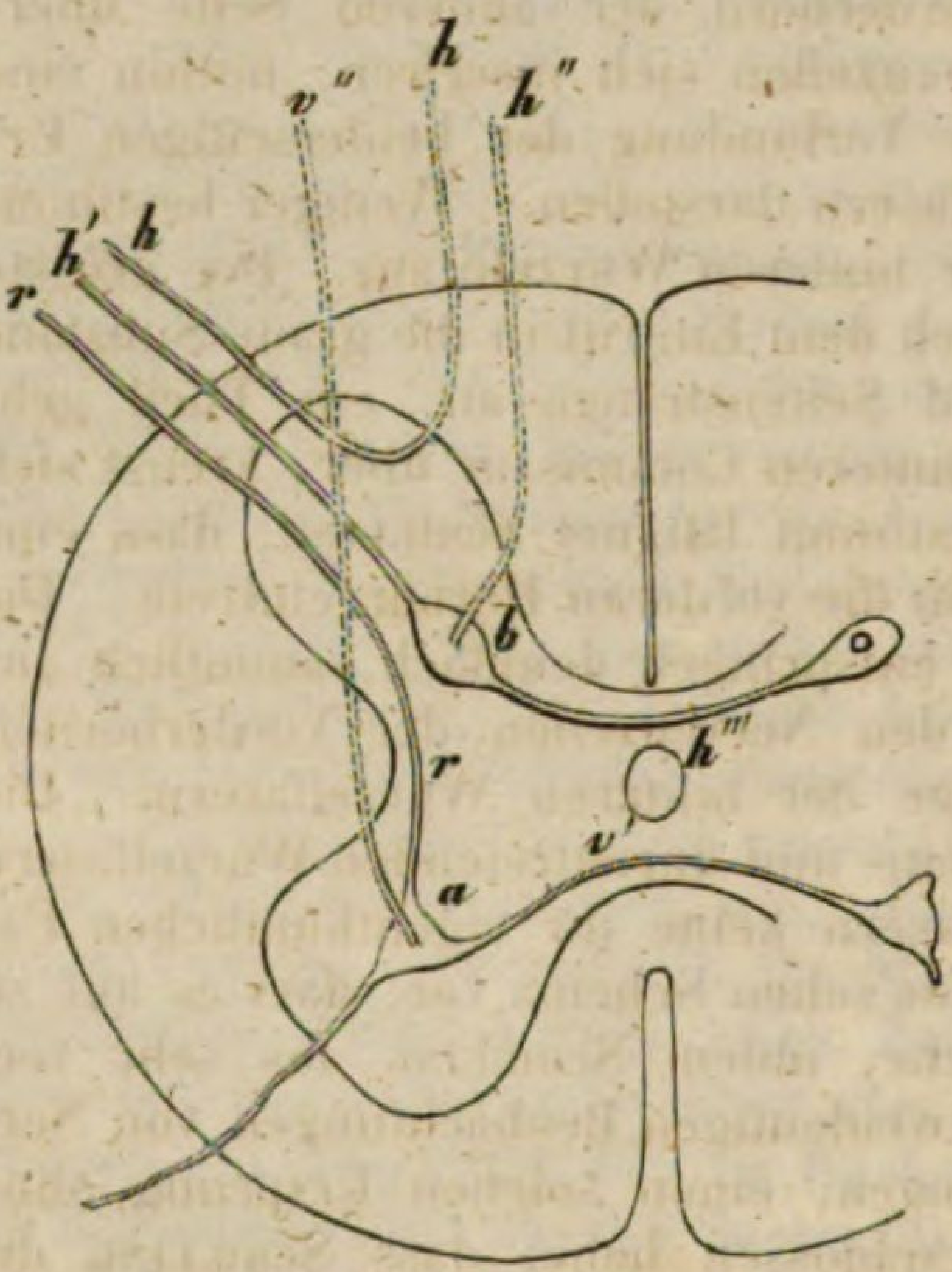
mit grosser Sorgfalt ausgeführten Messungen verweisen wir auf das Original, und auf die treffliche Preisschrift von Bratsch und Ranchner.[1] Letztere suchten den Volkmann-Koelliker'schen Streit durch Wiederholung entsprechender Messungen zu lösen, kamen aber namentlich durch Untersuchung der Verhältnisse bei Diplomyelia zu Resultaten, welche der Koelliker'schen Ansicht entschieden ungünstig sind. Koelliker selbst betrachtet die Ergebnisse seiner Messungen nicht als entscheidende Beweise für den cerebralen Ursprung der Rückenmarksnerven, sondern nur als Unterstützungsgründe für die Resultate der mikroskopischen Untersuchungen, durch welche er, wie wir gesehen haben, direct den directen Verlauf der Wurzelfasern zum Gehirn erwiesen haben will. So viel ist sicher, dass, wenn vergleichende Messungen des Markes und der Nervenwurzeln überhaupt als Beweise für die Endigung der Nerven benutzt werden, Volkmann's Zahlen mindestens ebenso entschieden für die spinale Endigung sprechen, als die von Koelliker für die cerebrale, dass man mithin eine ganz wesentlich andere Structur und Bedeutung des Rückenmarks bei den von Volkmann untersuchten Thieren als beim Menschen anzunehmen gezwungen wäre, ein Verstoss gegen die Analogie, der ohne bessere Gründe schwerlich zu rechtfertigen wäre. Zum Glück stehen uns jetzt bereits bessere Beweismittel zu Gebote, welche uns zugleich die Möglichkeit an die Hand geben, jene auffallenden Widersprüche ohne Zwang zu erklären, ohne bei dem Menschen einen directen Verlauf aller Spinalnerven zum Gehirn, bei den Thieren eine Endigung aller im Rückenmark anzunehmen. Es sind dies die Ergebnisse der neueren Beobachtungen über den Zusammenhang der Wurzelfasern mit den Ganglienzellen der grauen Rückenmarkssubstanz, und deren Verhältniss zu den Longitudinalfasern der weissen Substanz. Eine Reihe vortrefflicher Arbeiten, welche in neuester Zeit unter Bidder's Auspicien ausgeführt worden sind, und die ihnen zur Seite stehenden gewichtigen Untersuchungen R. Wagner's sind es, welche meines Erachtens die Grundzüge der Textur des Rückenmarks für alle Zeiten festgestellt haben, und zwar in einer Weise, welche im vollkommensten Einklang mit den Ergebnissen des physiologischen Experimentes und den Gesetzen der allgemeinen Nervenphysiologie steht.

Die erste bahnbrechende Arbeit in dieser Richtung ist die von Schilling, welcher zuerst auf directe mikroskopische Beobachtungen gestützt ein Schema der Rückenmarksconstruction aufstellte, welches die späteren Arbeiten fast unverändert immer fester bestätigt haben. Dieses Schema ist folgendes: Sämmtliche Fasern der vorderen Wurzeln endigen in den vorderen Hörnern der grauen Substanz in den daselbst befindlichen grossen Ganglienzellen, indem sie sich in Gestalt eines Zellenfortsatzes in dieselben inseriren; keine einzige vordere Wurzelfaser geht direct in eine Longitudinalfaser der weissen Substanz über; alle aber stehen mit letzteren in mittelbarer Verbindung, insofern von jeder Zelle, in welche eine solche Wurzelfaser sich inserirt, ein zweiter Fortsatz entspringt, welcher nach oben sich wendet

und continuirlich in eine Längsfaser der weissen Substanz übergeht, so dass durch diese zum Gehirn gehenden Längsfasern die Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln im Mark mit dem Gehirn in leitende Verbindung gesetzt sind. Von denselben Zellen der vorderen Hörner entspringt aber auch noch ein drittes System von Fortsätzen, welche quer vor der vorderen Rückenmarksspalte zum Vorderhorn der anderen Seite übergehend, wiederum in dessen Nervenzellen sich inseriren, mithin eine vordere graue Commissur zur Verbindung der beiderseitigen Ursprungszellen der vorderen Wurzelfasern darstellen. Weniger bestimmt spricht sich SCHILLING in Betreff der hinteren Wurzeln aus. Der grösste Theil ihrer Fasern schliesst sich nach dem Eintritt in die graue Substanz wahrscheinlich an die Hinter- und Seitenstränge an, ein Theil geht wahrscheinlich in die Fasern der hinteren Commissur über, kreuzt sich mit denen der anderen Seite. Bestimmt läugnet SCHILLING, dass eine einzige Faser der hinteren Wurzel in die vorderen Hörner eintrete. Die Längsfasern der weissen Substanz entspringen demnach sämmtlich aus der grauen Substanz, theils von den Nervenzellen der Vorderhörner, theils vielleicht als directe Fortsätze der hinteren Wurzelfasern. Die graue Substanz enthält ausser den ein- und durchtretenden Wurzelfasern und den genannten Commissurenfasern keine ihr eigenthümlichen Fasern. KOELLIKER wirft dem SCHILLING'schen Schema vor, dass es auf zu unsicherer thatsächlicher Basis stehe, indem SCHILLING aus sehr vereinzelten und noch dazu nicht unzweideutigen Beobachtungen von Nervenfasern, die aus Zellen entspringen, einen solchen Ursprung ohne Weiteres für alle Wurzelfasern erschlossen habe; dass SCHILLING die feinen Verästelungen der Nervenzellenfortsätze nicht beobachtet, beweise, dass er denselben wenig eifrig nachgegangen. Es liesse sich KOELLIKER entgegenhalten, dass eine einzige positive Beobachtung über den Zellenursprung einer Wurzelfaser mehr Beweiskraft hat, als viele negative, aus denen KOELLIKER selbst den Zusammenhang von Wurzelfasern und Nervenzellen läugnet; die sogleich zu erörternden weiteren Arbeiten liefern indessen so zahlreiche Bestätigungen dieser SCHILLING'schen Beobachtungen, dass der Vorwurf der Spärlichkeit der thatsächlichen Basis wegfällt. Wie weit die anderen Einwände, zu denen KOELLIKER greift, um seine Ansicht zu retten, gerechtfertigt sind, wollen wir unten beleuchten.

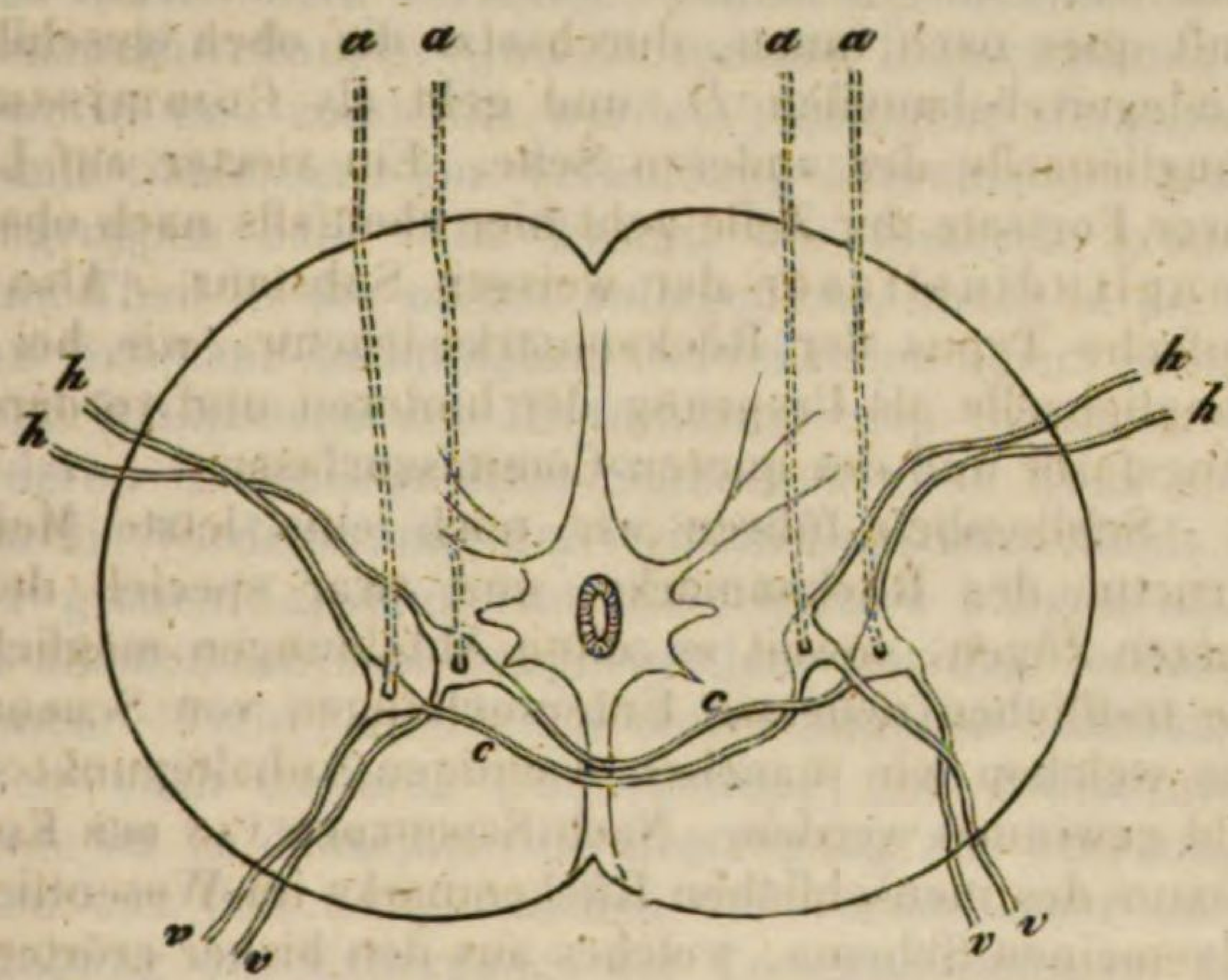
Es reihen sich an SCHILLING's Beobachtungen zunächst die Arbeiten RUD. WAGNER's an, welcher nach den bereits oben gewürdigten trefflichen Vorstudien über die Beschaffenheit der Elementartheile der Nervencentra die Architektonik des Rückenmarks speciell durchforschte und zu folgenden Schlüssen kam. In Betreff der vorderen Wurzeln stimmt WAGNER vollständig mit SCHILLING überein, er erkannte dasselbe von den grossen Ganglienzellen der Vorderhörner (*a*) ausgehende Fasersystem (v, v', v''). Zu bestimmteren Resultaten als SCHILLING kam er in Betreff der hinteren Wurzeln. Nach ihm sammeln sich die Fasern derselben nach ihrem Eintritt in die Hinterhörner in drei Hauptbündel. Ein Theil der sensitiven Fasern steigt ohne sich mit Ganglienzellen zu combiniren (in den Hintersträngen) direct zum Gehirn h. Ein zweiter Theil h'

tritt in Verbindung mit den Ganglienzellen *b*, welche sich in den hinteren Hörnern in Haufen oder zerstreut finden; von diesen Ganglienzellen entspringen wieder andere Fasern, welche theils zum Gehirn steigen (*h''*), theils als Commissurenfasern (*h'''*) zu entsprechenden Zellen der anderen Seite hinter dem Centralkanal hinüberlaufen. Ein dritter Theil von Fasern endlich (*r*), welcher sehr beträchtlich ist, geht in der grauen Substanz direct zu den Vorderhörnern und inserirt sich hier in die grossen Ganglienzellen (*a*), aus welchen die Fasern der vorderen Wurzeln und die vorderen Commissurenfasern (*v'*) entspringen. WAGNER bezeichnet diese dritte Klasse von Fasern der hinteren Wurzeln als reflexmotorische, indem er ihnen die Function zuschreibt, keine Empfindung, sondern die Reflexbewegungen durch Uebertragung einer an der Peripherie ihnen ertheilten Erregung vermittelst der Ganglienzellen auf motorische Fasern zu vermitteln. WAGNER rehabilitirt hiermit auf directe anatomische Beobachtungen hin die aus physiologischen Gründen entsprungene Annahme MARSHALL HALL's von einem besonderen excitomotorischen Fasersystem, welche in Vergessenheit gerathen war. Wir tragen kein Bedenken, die volle physiologische Berechtigung dieser Annahme anzuerkennen, und werden in den folgenden Untersuchungen anatomische Stützen für dieselbe finden.



Von grösster Wichtigkeit sind die Untersuchungen OWSJANNIKOW's über das Rückenmark der Fische und KUPFER's über das Rückenmark der Frösche, beide unter BIDDER's Einfluss entstanden, besonders wichtig durch die völlige Congruenz ihrer Resultate unter sich und die Uebereinstimmung in den wesentlichsten Punkten mit den zuletzt referirten Arbeiten. Beifolgende Figur giebt ein schematisches Bild der von OWSJANNIKOW bei *Gadus lota* und in gleicher Weise bei einer grossen Anzahl untersuchter Fische gefundenen Verhältnisse. Um den Centralkanal herum zeigt sich eine durchscheinende Masse, welche vollständig der grauen Substanz bei dem Rückenmark der höheren Thiere entspricht. Sie besteht auch hier aus einem an verästelten Bindegewebskörperchen reichen Bindegewebe, welches hier continuirlich in die Ausfüllungsmasse der vorderen und hinteren Längsspalten übergeht, und zahlreiche Lamellen, welche sich zum Theil wieder secundär spalten, in die periphe-rische weisse, aus longitudinalen Nervenfasern gebildete Substanz hinein-

schickt. Dieses Bindegewebe enthält keine Nervenelemente, ausser an einer Stelle. Es finden sich nämlich an einer den Vorderhörnern beim menschlichen Rückenmark entsprechenden Stelle in dasselbe grosse, auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Nervenzellen eingebettet, welche regelmässig vier in verschiedenen constanten Richtungen von ihnen ausgehende Fortsätze zeigen. Drei dieser Fortsätze gehen in Nervenfasern über, und zwar der eine *v* dringt schräg nach vorn und aussen zwischen den Longitudinalfasern hindurch, und tritt als Faser der vorderen Nervenwurzel aus; der zweite wendet sich schräg nach hinten und aussen, und tritt als hintere Wurzelfaser *h* aus dem Rückenmark; der dritte wendet sich nach oben und steigt als Longitudinalfaser *a* der weissen Substanz zum Gehirn. Ein vierter Fortsatz endlich geht quer nach innen zur anderen Rückenmarksseite, um sich in eine Ganglienzelle derselben zu inseriren, stellt mithin eine Commissurfaser *c* zwischen den Nervenzellen der beiden Rückenmarkshälften dar. Hieraus ergiebt sich, dass bei den Fischen sowohl vordere als hintere Wurzelfasern im Rückenmark endigen, und zwar beide in demselben Apparat, derselben Nervenzelle, welche indessen sowohl mit dem Gehirn, als mit der anderen Rückenmarkshälfte in leitender Verbindung steht. Die Stränge der weissen Substanz stellen lediglich die Summe aller der Fasern dar, welche das Gehirn mit der ganzen Reihe von Ursprungszellen der peripherischen Nervenfasern verbinden, also eine Längscommissur, wie die mit *c* bezeichneten Zellenausläufer eine (graue) Quercommissur.



An Owsjannikow's schöne Beobachtungen reihen sich die nicht minder wichtigen Untersuchungen über die Structur des Froschrückenmarkes von Kupfer, deren Resultate die pag. 895 gegebene Zeichnung schematisch wiedergiebt. Die Uebereinstimmung beider zeigt der erste Blick. Auch hier finden wir in dem zellenreichen Bindegewebe, welches die graue Substanz darstellt, nur eine Art wahrer Nervenzellen an beschränkter Stelle, in dem vorderen äusseren Winkel der grauen Substanz jeder Rückenmarkshälfte. Diese Zellen erscheinen auf dem Querschnitt dreieckig, oder wo sie dicht aneinander gedrängt stehen, langgestreckt, spindelförmig, eine Spitze nach hinten und aussen, die andere

nach vorn und innen richtend. Von dem hinteren Ende entspringt ein Fortsatz, welcher, nach hinten und aussen gehend, in die weisse Längsfasersubstanz eintritt, und aus derselben als hintere Wurzelfaser *h* austritt. Von dem vorderen Ende entspringen zwei Fortsätze, der eine geht nach aussen in eine vordere Wurzelfaser *v* über, der zweite läuft quer nach innen, durchsetzt die oben geschilderte Kreuzung der Bindegewebslamellen *D*, und geht als Commissurfaser *C* zu einer Ganglienzelle der anderen Seite. Ein vierter auf Längsschnitten sichtbarer Fortsatz der Zelle geht hier ebenfalls nach oben und wird zu einer Longitudinalfaser der weissen Substanz. Also auch hier derselbe einfache Typus der Rückenmarksstructur, wie bei den Fischen, eine Ganglienzelle als Ursprung der hinteren und vorderen Wurzelfaser, der Längsfaser und der queren Commissurfaser.

Schliesslich führen wir noch eine letzte Meisterarbeit über die Structur des Rückenmarks, und zwar speciell des menschlichen, in kurzen Zügen, soweit es ohne Abbildungen möglich ist, vor, das sind die trefflichen neuesten Untersuchungen von Schroeder van der Kolk, aus welchen wir manchen wichtigen Anhaltepunkt zu einem Gesammtbild gewinnen werden. Nach Schroeder van der Kolk gestaltet sich die Textur des menschlichen Rückenmarks im Wesentlichen ganz nach dem allgemeinen Schema, welches aus den bisher erörterten Untersuchungen hervorleuchtet, nur ist das Verhältniss zwischen Fasern und Zellen und den Zellen untereinander etwas complicirter. Eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung zeigen Schroeder van der Kolk's mit Rud. Wagner's Angaben. Ersterer stellt folgende Sätze auf. Die Ganglienzellen, besonders die der Vorderhörner, hängen untereinander durch zahlreiche Communicationsfasern auf das Mannigfachste zusammen, und bilden auf diese Weise von einander mehr weniger geschiedene Gruppen; die Abbildungen zeigen so complicirte Anastomosen, wie wir sie bei den Bindegewebskörperchen oder Knochenzellen finden. Aus den in der Mitte und den vordersten Theilen der Vorderhörner gelegenen Ganglienzellen entspringen die vorderen Wurzelfasern. Die markhaltigen Fasern der Vorderstränge der weissen Substanz endigen, indem sie sich quer umbiegen, in Ganglienzellen, welche längsherum an dem Aussenrand der Vorderhörner liegen, und welche wieder mit den tieferen Nervenzellen, aus denen die vorderen Wurzelfasern entspringen, zusammenhängen. Die hinteren Wurzeln enthalten zwei Arten von Nervenfasern: Empfindungsfasern und Reflexfasern. Erstere lässt Schroeder v. d. Kolk unmittelbar nach ihrem Eintritt in das Mark sich nach oben wenden, und in den Hintersträngen zum Gehirn emporlaufen; letztere in den Bündeln quer in das hinterste Horn eintreten, wo sie zum Theil in die daselbst befindlichen Ganglienzellengruppen, vielleicht auch zum Theil in die Randfasern, welche als ein Band das hinterste Horn der grauen Substanz umringen, übergehen. Diese Randfasern entstehen grösstentheils aus den Nervenfäden, welche aus dem hintersten Horn in das Mark ausstrahlen, sie umringen das Horn und krümmen sich an dessen Basis von entgegengesetzten Seiten nach der Mitte um, um in die

Ganglienzellengruppe, in welcher auch die Reflexfasern endigen, überzugehen. Das Hinterhorn des grauen Stoffes besteht grösstentheils aus feinen Längsfasern, welche jedoch, wie die beträchtlich verschiedene Dicke des grauen Stoffes an verschiedenen Stellen des Markes beweist, nicht durch das ganze Rückenmark verlaufen, sondern grösstentheils in den Hals- und Lendenanschwellungen („wo die meisten Reflexwirkungen und Bewegungen erweckt und combinirt werden") endigen; sie stellen longitudinale Communicationsfasern zur Verbindung übereinander gelegener Ganglienzellengruppen dar. Die Fasern der hinteren grauen Commissur gehen zum Theil in die nächst anliegenden, theils in die in der Mitte der grauen Substanz befindlichen Nervenzellen über; einige scheinen auch in jene Randfasern der Hinterhörner sich fortzusetzen. Die Fasern der vorderen Commissur lässt Schroeder v. d. Kolk sich kreuzen und theils in die Vorderstränge der weissen Substanz, theils in die Vorderhörner der grauen Substanz eintreten; letztere hängen nach ihm mittelbar (durch anastomosirende Ganglienzellen) mit den vorderen Wurzelfasern zusammen. Viele Einzelheiten dieser Angaben Schroeder v. d. Kolk's bedürfen noch weiterer Untersuchung und Aufklärung. Von grösstem Interesse ist in denselben die Bestätigung des Ursprungs der vorderen Wurzeln aus den Ganglienzellen der Vorderhörner beim Menschen, die Bestätigung des Uebergangs der Longitudinalfasern der Vorder- und Seitenstränge (als Communicationsfasern mit dem Hirn, und Leitfasern für den Willen) in diese Ursprungszellen, die Bestätigung der Existenz besonderer Reflexfasern in den hinteren Wurzeln, welche in anatomischem Zusammenhang mit den Fasern der vorderen Wurzeln stehen, und endlich der Nachweis untereinander zusammenhängender Gruppen von Ganglienzellen (derselben Rückenmarkshälfte), welchen Schroeder v. d. Kolk hypothetisch folgende naheliegende physiologische Bedeutung zuschreibt.[13] Ein beliebiger Muskel, z. B. der *biceps brachii*, erhält eine Unzahl Primitivnervenfasern aus den vorderen Rückenmarkswurzeln; alle diese Fasern werden stets gleichzeitig erregt, wenn wir den Muskel willkührlich verkürzen, wir können nicht einzelne Muskelfasern für sich contrahiren; der Wille erregt demnach stets gleichzeitig alle die Nervenfasern, welche diesen Muskel versorgen. Nach Koelliker müsste demnach der Wille im Gehirn auf die Endorgane aller Nervenfasern des Muskels gleichzeitig einwirken, wenn alle für sich im Rückenmark gesondert zum Gehirn laufen, und es wäre wunderbar, dass wir den Willenseinfluss nicht auf einzelne Fasern beschränken, und nur z. B. die Hälfte des Biceps contrahiren könnten. Viel einfacher und anschaulicher erklärt sich dies, wenn wir nach Schroeder v. d. Kolk annehmen, dass die sämmtlichen Nervenfasern eines Muskels in einer zusammengehörigen Gruppe von Rückenmarkszellen endigen, und dieses System durch eine oder mehrere Leitungsfasern mit dem Sitze des Willens im Hirn in Verbindung steht, so dass der Wille, wenn er diese Leitfasern in Erregung versetzt, dadurch mittelbar jedesmal die ganze Gruppe mit allen den zusammengehörigen Muskelnervenfasern gleichzeitig in Erregung versetzen muss. Ebenso zwingt uns die unten zu erörternde

Thatsache, dass auf reflectorischem Wege durch Reizung einer beschränkten Zahl sensibler Fasern nicht nur ganze Muskeln, sondern ganze Muskelgruppen zur Zuckung gebracht werden, zu der Annahme, dass eine Reflexfaser mittelbar mit einer ungeheuren Anzahl von Ursprungszellen der Bewegungsnerven verbunden sein muss, und somit zu der Annahme von anastomosirenden Ganglienzellengruppen. Ferner ist auch für die hinteren sensibeln Fasern eine Endigung in Ganglienzellengruppen nicht unwahrscheinlich. Es wäre möglich und für WEBER's Lehre von den Empfindungskreisen wichtig, dass die von einem solchen Empfindungskreis kommenden sensibeln Fasern im Rückenmark in einer zusammengehörigen Zellengruppe endigten, von welcher nur eine gemeinschaftliche Leitungsfaser zum Gehirn ginge, so dass alle diese Fasern nur durch einen Endpunkt im Gehirn repräsentirt wären, mithin ihre gleichzeitige Erregung immer nur einen einfachen Eindruck erzeugen könnte. Endlich erklärt die Gegenwart solcher Ganglienzellensysteme vollständig die Verschiedenheiten und Widersprüche in den oben berührten vergleichenden Messungen der Rückenmarks- und Nervenwurzelquerschnitte von KOELLIKER und VOLKMANN. Wo nicht jede einzelne Wurzelfaser durch eine besondere Leitungsfaser mit dem Gehirn in Verbindung steht, sondern wo je eine Anzahl ihrer Bestimmung nach zusammengehöriger vorderer Wurzelfasern nur eine gemeinschaftliche Längsfaser, mit welcher sie mittelbar durch die Anastomosen ihrer Ursprungszellen zusammenhängen, zum Gehirn schickt, wo ferner eine beträchtliche Anzahl hinterer Wurzelfasern gar nicht in leitender Verbindung mit dem Gehirn steht, sondern als Reflexfaser in die Zellen der vorderen Wurzelfasern übergeht, ist es begreiflich, dass der Querschnitt der weissen Substanz am Halse, also die Summe aller zum Gehirn gehenden Leitungsfasern geringer, selbst beträchtlich geringer als die Summe aller mit den Nervenwurzeln in das Rückenmark eintretenden Fasern ausfallen muss. Das Verhältniss dieser beiden Summen wird sich bei verschiedenen Thieren sehr verschieden gestalten können, ohne dass wesentliche Differenzen im Constructionsprincip des Markes existiren, je nachdem hintere Wurzelfasern direct zum Gehirn gehen, oder nicht, wie es nach OWSJANNIKOW bei den Fischen und Fröschen der Fall ist, je nachdem die Anzahl der Zellen der vorderen Wurzelfasern, welche sich je einer Longitudinalfaser bedienen, gross oder klein ist. Wir haben zwar oben für die Fische und Frösche keine Anastomosen der Ganglienzellen einer Seite untereinander kennen gelernt (mit Ausnahme der Cyclostomen); allein es ist z. B. sehr wohl möglich, dass die beschriebenen nach oben von den Zellen abgehenden Fortsätze nicht alle direct zum Gehirn gehen, sondern zum Theil vielleicht zur Verbindung übereinander gelegener Zellen dienen, wie nach SCHROEDER v. D. KOLK die feinen Längsfasern der Hinterhörner im menschlichen Rückenmark.

Nachdem wir somit ausführlich das unseres Erachtens wichtigste Material, aus welchem sich eine bestimmte Vorstellung von dem Constructionsprincip des Rückenmarks ableiten lässt, zusammengetragen haben, mag zum Schluss eine kurze Skizze der Hauptzüge, welche nach

unserer Ueberzeugung durch die Beobachtungen sicher verbürgt sind, folgen.

1) Die Nervenfasern, welche in den vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen, entspringen sämmtlich, bei allen Thieren wie beim Menschen, zunächst aus den Ganglienzellen, welche regelmässig ihrem Austritt gegenüber in der grauen Substanz durch das ganze Mark gelagert sind; keine einzige läuft direct, ohne in ihren Verlauf eingeschobene Ganglienzellen, zum Gehirn. Es dürfte dies von allen aus den Beobachtungen zu ziehenden Folgerungen die sicherste sein, welche jetzt ausser Koelliker schwerlich noch viel Gegner finden dürfte. Koelliker bekämpft sie, indem er die Richtigkeit der betreffenden Beobachtungen beim Menschen bestreitet, Owsjannikow's Beobachtungen am Fischmark zwar zugiebt, allein die Berechtigung eines Schlusses aus der Analogie von den Fischen auf den Menschen bestimmt in Abrede stellt. Hierin scheint uns Koelliker unbedingt Unrecht zu haben. Es wäre allerdings in der Anwendung der Analogie zu weit gegangen, wenn man ohne Weiteres behaupten wollte, dass beim Menschen wie beim Fische alle vorderen und alle hinteren Wurzelfasern in denselben Ganglienzellen endigten; wenn wir aber bei dem Menschen dieselben multipolaren Ganglienzellen in derselben Lage finden, und die vorderen Wurzelfasern bestimmt bis zu ihnen hin verfolgen konnten, so müssen wir auf ein gleiches Verhältniss beider zu einander schliessen, nicht aber, wie Koelliker, den viel weniger berechtigten Schluss ziehen, dass beim Menschen in demselben Organ dieselben Ganglienzellen isolirt bleiben, welche wir bei den Fischen evident mit den Nervenfasern zusammenhängen gesehen haben. Allein es gründet sich ja der aufgestellte Satz auch für das menschliche Mark nicht ausschliesslich auf die weithergeholte Analogie; es ist nicht allein die Kluft durch Kupffer's Beobachtungen an den Fröschen verkleinert worden, sondern am menschlichen Rückenmark selbst ist von gewichtigen Autoritäten, wie Bidder,[14] R. Wagner und Schroeder v. d. Kolk dieser Zusammenhang der Nerven und Ganglienzellen durch so vielfache übereinstimmende Beobachtungen dargethan, dass die Wagschale selbst gegen die Autorität eines Meisters in der Beobachtung, wie Koelliker, zu Gunsten dieses Verhältnisses sinken muss. Ich habe mich wiederholt bemüht, am Rückenmark des Menschen und der Säugethiere mir durch Autopsie ein eigenes Urtheil zu gründen, und habe durch diese Beobachtungen meine Ueberzeugung mehr und mehr befestigt, indem ich z. B. wiederholt Fortsätze der Ganglienzellen der Vorderhörner mit grösster Bestimmtheit bis tief in die weisse Substanz hinein verfolgt habe.

2) Sämmtliche Fasern der vorderen Wurzeln stehen in mittelbarer leitender Verbindung mit dem Gehirn durch die von ihren Ursprungszellen in der grauen Substanz ausgehenden, als Längsfasern der weissen Substanz nach oben verlaufenden Fortsätze. Beim Menschen scheint eine grössere Anzahl Wurzelfasern in einem anastomosirenden Ganglienzellensystem zu endigen, von welchem aus nur einer oder wenige gemeinschaftliche Leitungswege zum Gehirn

geben. Die Gründe, welche dafür sprechen, sind kurz zuvor berührt. Auch bei den Thieren ist eine derartige Combination, insbesondere vom physiologischen Standpunkte aus, mehr als wahrscheinlich.

3) Es giebt keine Kreuzung der vorderen Wurzelfasern im Rückenmark, wohl aber einen mittelbaren Zusammenhang der vorderen Wurzeln beider Rückenmarkshälften durch die vordere graue Commissur, d. i. die Verbindungsfasern der beiderseitigen Ganglienzellen. Was Koelliker für eine Kreuzung der Vorderstränge, Andere für eine vordere weisse Commissur halten, ist wahrscheinlich nichts Anderes, als die zuerst von Arnold entdeckte, von Blattmann richtig beschriebene, und besonders von Kupfer richtig gedeutete Kreuzung der von der *pia mater* in das Mark ausstrahlenden Bindegewebslamellen. Wir werden sehen, dass auch das physiologische Experiment gegen eine Kreuzung der vorderen Wurzelfasern innerhalb des Rückenmarkes spricht.

4) Was das Verhalten der hinteren Wurzelfasern betrifft, so scheint ein wichtiger Unterschied zwischen dem menschlichen Mark und dem der Thiere, wenigstens der Fische und Frösche, zu bestehen. Bei letzteren scheinen alle hinteren Wurzelfasern in dieselben Ganglienzellen überzugehen, von welchen die vorderen entspringen, also auch mit diesen gemeinschaftliche Leitungswege zum Gehirn zu haben. Bei dem Menschen scheint für einen grossen Theil der hinteren Wurzelfasern der directe Verlauf zum Gehirn in den Hintersträngen der weissen Substanz, wie ihn Koelliker annimmt, erwiesen. Nach den anatomischen Beobachtungen sollen diese Fasern grösstentheils auf derselben Seite, auf welcher sie in das Mark eintreten, zum Gehirn gehen; das physiologische Experiment widerspricht dieser Annahme, indem es für eine Kreuzung aller sensibeln Fasern beider Rückenmarkshälften in unmittelbarer Nähe des Eintrittes spricht. Dieser Widerspruch ist durch weitere histiologische Forschungen zu lösen. Für einen Theil der hinteren Wurzelfasern ist auch jetzt schon von vielen Beobachtern eine Kreuzung durch die hintere graue Commissur wahrscheinlich gemacht. Ein dritter Theil der hinteren Wurzelfasern tritt, wie bei den Fischen und Fröschen, in unmittelbare oder mittelbare Continuität mit den Ursprungszellen der vorderen Fasern derselben Seite, indem sie entweder in diese Zellen direct sich inseriren, oder in andere Zellen, welche mit diesen durch Anastomosen in Verbindung stehen. Diese Fasern sind die von der Physiologie postulirten Vermittler der Reflexbewegungen.

5) Die Longitudinalfasern der weissen Substanz entspringen bei den Thieren sämmtlich, bei dem Menschen grösstentheils (Vorder- und Seitenstränge) aus den Nervenzellen der grauen Substanz, wie von selbst aus den vorhergehenden Sätzen folgt. Bei dem Menschen scheinen die Fasern der Hinterstränge zum Theil directe Fortsetzungen der hinteren Wurzelfasern (derselben Seite?) zu sein.

6) Die graue Substanz stellt ein bindegewebiges Stroma für die Ganglienzellen dar, innerhalb welcher dieselben theils untereinander, theils mit den Nervenfasern in die erörterte Verbindung treten. Es

giebt keine eigenthümlichen nicht zu den Zellen in Beziehung tretenden Nervenfasern der grauen Substanz.

[1] Die Literatur über die Textur des Rückenmarks ist unendlich gross. Wir beschränken uns darauf, die wichtigsten Arbeiten, und besonders die im Text näher berücksichtigten, anzuführen. Vergl. VALENTIN, *über Verl. u. End. der Nerven*, *Nov. acta Leopold.* Vol. XVIII; REMAK, *observ. anatom. et microscop. de syst. nerv. struct. Berol.* 1838; VOLKMANN, *über die Faserung d. Rückenmarks von Rana escul.*, MUELLER's *Arch.* 1838, pag. 274; STILLING u. WALLACH, *Unters. über d. Textur d. Rückenmarks*, Leipzig 1842; STILLING, *über die Textur u. Funct. der Medulla oblong.*, Erlangen 1843; BUDGE, *über den Verl. der Nervenfasern im Rückenm. des Frosches*, MUELLER's *Arch.* 1844, pag. 164; BLATTMANN, *mikrosk.-anatom. Darstellung der Centra des Nervensyst. d. Batrachier*, Zürich 1850; EIGENBRODT, *über die Leitungsgesetze im Rückenmark*, Giessen 1849; CLARKE, *Philosoph. transact. for the year* 1851, Part. II. pag. 609; KOELLIKER, *mikroskop. Anatom.* II. 1, pag. 410; *Gewebelehre*, pag. 291; R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* Göttingen 1854 (zusammengestellt aus den *Nachrichten d. Göttinger Ges. d. Wiss.* 1847—1854); SCHILLING, *de medullae spinal. textura etc. Diss. inaug. Dorpati* 1852; OWSJANNIKOW, *disquis. microsc. de med. spin. textur. inprim. in piscibus factit. Diss. inaug. Dorpati* 1854; C. KUPFER, *de med. spin. text. in ranis etc. Diss. inaug. Dorpati* 1854; SCHROEDER VAN DER KOLK, *anatom. physiolog. onderzoek. over het fijnere zamenstel en de werking van het ruggemerg*, *Verhandel. der Koninkl. Akad. van wetensh.* II. Amsterdam 1855. — [2] Es ist vielfach darüber discutirt worden, ob im menschlichen Rückenmark ein Centralkanal, als persistirender Rest der zur Röhre geschlossenen Primitivrinne der Embryonalanlage, vorhanden sei. KOELLIKER stellte es früher bestimmt in Abrede, und setzte an seine Stelle einen aus blassen kleinen Nervenzellen gebildeten Streifen *substantia grisea centr.* (*Mikr. Anat.* II. 1, pag. 413). Neuerdings ist seine Existenz mit Bestimmtheit von STILLING, R. WAGNER, SCHROEDER V. D. KOLK dargethan, auch KOELLIKER giebt ihn jetzt zu, und erklärt nun die *subst. grisea centralis*, in welcher der Kanal verläuft, für einen centralen Bindegewebsstrang (Ependym) (*Gewebel.* pag. 298). — [3] ARNOLD, *Bemerkungen über den Bau des Hirns und Rückenmarks*, Zürich 1838, pag. 11. — [4] OWSJANNIKOW a. a. O. *Taf.* II, *Fig.* 3 D. — [5] KOELLIKER, *Gewebelehre*, pag. 295, *Fig.* 144; SCHROEDER V. D. KOLK a. a. O. *Taf.* I, *Fig.* 1 u. 2. — [6] STILLING und WALLACH a. a. O. pag. 1. — [7] ED. WEBER, Art.: *Muskelbewegung*, R. WAGNER's *Hdwrtrb. d. Phys.* Bd. III. 2, pag. 20. WEBER verfolgte am erhärteten Rückenmark durch Präparation ohne Mikroskop die vorderen Nervenwurzeln jeder Seite bis über die Mittellinie hinaus in die gegenüberliegende Rückenmarkshälfte hinein; legte er nach Entfernung der Vorderstränge die sogenannte weisse Commissur bloss, so sah er, dass sie aus reinen Querfasern bestand, welche er nach aussen in Bündeln ebenso zwischen die Längsfasern der Seitenstränge dringen sah, wie die Nervenwurzeln von aussen her. Er glaubt daher, dass die weisse Commissur eine directe Fortsetzung und Verbindung der beiden vorderen Nervenwurzeln sei, wofür er als besonders gewichtigen Beweis die Thatsache anführt, dass die Stärke der weissen Commissur an den verschiedenen Theilen des Rückenmarks der Zahl und Stärke der vorderen Nervenwurzeln entspreche. Diese im Wesentlichen richtigen Beobachtungen sind leicht in einen etwas anderen Ausdruck den neueren oben im Text vertretenen Anschauungen gemäss zu bringen. WEBER konnte ohne Mikroskop nicht entscheiden, dass an zwei Stellen in den Verlauf einer solchen continuirlich aus einer in die andere vordere Wurzel übergehenden Faser Ganglienzellen der Vorderhörner eingeschoben sind. — [8] VOLKMANN, MUELLER's *Arch.* 1838, pag. 280. Er berechnete damals nach sehr sorgfältigen Messungen, dass alle Nervenwurzeln beider Seiten des Froschrückenmarks zusammengefasst einen Cylinder geben würden, dessen Durchmesser 0,0817" betrüge, fand aber den Durchmesser des Rückenmarks am Austritt des ersten Halsnerven 0,1100", also beträchtlich grösser. Gleichzeitig brachte er die Verfeinerung der Nervenfasern im Rückenmark in Rechnung, indem er den Durchmesser einer Rückenmarksfaser im Mittel 0,00015", den einer Nervenwurzelfaser 0,00039" fand. Man sieht sogleich, dass diese Rechnung werthlos ist, da keine Rücksicht auf die enorme Masse der grauen Substanz im Froschrückenmark, welche nach KUPFER gar keine Nervenfasern enthält, genommen worden ist. — [9] VOLKMANN, Art.: *Nervenphys.* in R. WAGNER's *Hdwrtrbch.* Bd. II. pag. 482. — [10] VOLKMANN, ebendas. pag. 485 bringt als Beweis für den spinalen Ursprung der Nerven auch das Verhalten des *nerv. accessorius* bei, welcher bekanntlich mit mehreren Wurzeln, deren letzte weit vom Gehirn entfernt liegt, aus dem Rückenmark entspringt, aber ausserhalb zum Gehirn in die Höhe steigt. Es wäre nach VOLK-

MANN wunderbar, wenn die Fasern dieses Nerven, im Gehirn entspringend, im Rückenmark erst eine grosse Strecke nach unten verliefen, um dann nach ihrem Austritt an der Aussenseite wieder in die Höhe zu steigen. — [11] BRATSCH und RANCHNER, *zur Anatomie des Rückenmarks* (von der Münchner med. Fac. gekrönte Preisschrift), Erlangen 1855. — [12] Einige beachtenswerthe Abweichungen fand OWSJANNIKOW in dem Rückenmark der Cyclostomen, welches wegen des Mangels der Markscheide in allen seinen Fasern wie kein anderes zur mikroskopischen Untersuchung geeignet ist, in welchem daher der Zusammenhang der Nervenfasern und Nervenzellen mit der allergrössten Klarheit und Sicherheit von OWSJANNIKOW gesehen wurde. Das Rückenmark dieser Fische hat eine flache, bandförmige Gestalt, so dass ein Querschnitt desselben dem ausgespannten Flügelpaar eines Vogels gleicht; die Scheide zwischen beiden Flügeln bilden auch hier die vordere und hintere mit Bindegewebe ausgefüllte Spalte und der Centralkanal. Die Randparthie jedes Flügels zeigt die dichtgedrängten Querschnitte der Longitudinalfasern, welche (der weissen Substanz entsprechend) die äusserste Schicht des Rückenmarks bildend zum Gehirn laufen. Der innere Raum wird auch hier von einem structurlosen Bindegewebe eingenommen, in welchem folgende Elemente sich eingelagert finden. Nach aussen hin zeigen sich dieselben grossen eckigen Nervenzellen, wie bei den übrigen Fischen, mit denselben Fortsätzen, von denen zwei auf das Deutlichste continuirlich in die vorderen und hinteren Wurzelfasern zu verfolgen sind, ein dritter als Längsfaser zum Gehirn, ein vierter als quere Commissurfaser vor dem Centralkanal zu einer Zelle der anderen Seite geht. Zwischen diesen Nervenzellen und dem Centralkanal sieht man eine Anzahl grosser runder Lücken, welche entweder leer, oder mit einer gleichförmigen Masse, oder auch mit einer Zelle erfüllt erscheinen. Eine Erklärung dieses Bildes geben feine Längsschnitte. Ein Längsschnitt einer Rückenmarkshälfte zeigt von aussen nach innen folgende Schichten: nach aussen begränzt denselben ein aus dichtgedrängten parallel verlaufenden Längsfasern gebildeter Streifen (weisse Substanz), welcher stellenweise quer von den aus der folgenden Schicht stammenden Wurzelfasern durchsetzt wird. An ihn gränzt ein zweiter ebenso breiter Streifen, welcher ganz mit jenen Nervenzellen erfüllt ist; letztere erscheinen auf Längsschnitten spindelförmig, mit ihrem Längsdurchmesser der Quere nach gelagert, nach aussen, oben und innen die beschriebenen Fortsätze abgebend. In dem Bindegewebe, welches nach innen auf diese Schicht folgt und bis zu dem Centralkanal reicht, findet man eine Anzahl sehr breiter, bandartiger Streifen, welche nach ihrem ersten Entdecker, J. MUELLER, MUELLER'sche Fasern genannt werden, deren Querschnitte die obenerwähnten kreisrunden Lücken darstellen. Innerhalb dieser Streifen erscheinen, in gewissen Abständen übereinander folgend, grosse runde Nervenzellen, welche nach oben und unten in der Richtung der Streifen zwei starke Fortsätze entlassen. Diese Fortsätze sah OWSJANNIKOW in eine Anzahl sehr feiner Fasern sich spalten, und einmal eine dieser Fasern deutlich in eine jener äusseren spindelförmigen Nervenzellen sich inseriren, oder mit anderen Worten: einen fünften Fortsatz einer äusseren spindelförmigen Ganglienzelle nach innen mit einer der zuletzt beschriebenen runden Ganglienzellen sich verbinden. Leider steht diese Beobachtung ganz vereinzelt da, und sind überhaupt alle die MUELLER'schen Fasern und ihre Zellen betreffenden Angaben OWSJANNIKOW's zu einer sicheren Interpretation nicht ausreichend. Er betrachtet die MUELLER'schen Fasern als nackte Achsencylinder, mit welchem Rechte, ist nicht klar. Ebensowenig lässt sich etwas Bestimmtes über die Bedeutung des zweiten eigenthümlichen Nervenzellensystems und dessen Verhältniss zu dem übrigen, wie bei anderen Fischen beschaffenen Mechanismus aussagen. Von Bedeutung bleibt aber auch die einzelne Beobachtung von dem Uebergang eines Aestchens eines verästelten Zellenfortsatzes in eine andere Ganglienzelle, weil sich aus ihr folgern lässt, dass auch die verästelten Fortsätze, für welche KOELLIKER mit solcher Bestimmtheit eine freie Endigung behauptet, wenigstens zum Theil dieselbe Bestimmung haben, wie einfache Fortsätze, d. h. in Nervenfasern oder in andere Zellen überzugehen. — [13] Es muss allerdings die Möglichkeit zugegeben werden, dass SCHROEDER V. D. KOLK zum Theil auch anastomosirende Gruppen von Bindegewebskörperchen für solche Ganglienzellengruppen gehalten. Allein sicher sind nicht etwa alle seine Beobachtungen so zu deuten, wie der von ihm beschriebene Zusammenhang solcher Gruppen mit den Nervenfasern zeigt. — [14] BIDDER schreibt an R. WAGNER (*Neurolog. Unters.* pag. 164): „Ich habe jetzt in zahllosen Präparaten den Uebergang der Primitivfasern der Spinalnervenwurzeln in die Zellen der grauen Substanz des Rückenmarks direct beobachtet; ebenso lässt sich der Ursprung der longitudinalen Fasern der weissen Substanz von denselben Zellen leicht darthun; die Zellen beider Seitenhälften der grauen Substanz hängen durch Ver-

bindungsfasern zusammen, das sind die Commissuren, und ich wiederhole, die vordere Commissur ist grau, und hat mit den eintretenden Spinalwurzeln direct nichts zu thun."

§. 253.

Die Erregungsbahnen im Rückenmark. Alle Nervenfasern des Rückenmarks sind Erregungsbahnen, vermögen jenen unbekannten Bewegungsvorgang ihrer Länge nach in beiden Richtungen fortzupflanzen, besitzen wie die peripherischen Nervenfasern doppelsinniges, isolirtes Leitungsvermögen. Dieser Satz, welchen wir als Axiom hinstellen, und später im Einzelnen beweisen werden, hat Widersacher; einige Physiologen, wenigstens der nächstvergangenen Zeit, bestritten das doppelsinnige, Andere bestreiten noch das isolirte Längsleitungsvermögen, nehmen eine zeitweilig eintretende Querleitung durch die Scheide als Eigenthümlichkeit der Centralnervenfasern an. Die Nervenzellen des Rückenmarks stehen sämmtlich in continuirlicher Verbindung mit den Erregungsbahnen; oben haben wir drei mögliche functionelle Beziehungen der Zellen überhaupt zu den Fasern, in ersteren theils Erregungsapparate für letztere, theils Apparate, durch welche die ankommende Erregung der Faser auf die Seele wirkt, theils endlich leitende Uebertragungsapparate der Erregung von Faser zu Faser, oder von einer Faser auf ein ganzes System von Fasern kennen gelernt. Es fragt sich: kommen im Rückenmark Zellen aller drei functionell verschiedenen Klassen vor? Haben wir motorische Ursprungszellen, sensible Endzellen und Uebertragungszellen im Rückenmark? Es ist dies eine ausserordentlich schwierige Frage, welche auch so übersetzt werden kann: Ist das Rückenmark der Sitz von Willen und Empfindung und Organ reflectorischer Uebertragung? Ohne uns auf die psychologische Seite der Frage einzulassen, und ohne dem physiologischen Raisonnement vorzugreifen, welches wir bei der Lehre von der Reflexthätigkeit des Rückenmarks gewissenhaft anzustellen gedenken, bemerken wir hier, dass von anatomischer Seite her die wahrscheinlichste Antwort die ist, dass sämmtliche Nervenzellen des Rückenmarks der letzten Klasse angehören, Verbindungsapparate für Systeme leitender Fasern sind. Es führt zu dieser Annahme die mit ziemlicher Gewissheit aus den neuesten histiologischen Forschungen sich herausstellende Thatsache, dass im Rückenmark keine Nervenzelle zu finden ist, welche nicht nach mehreren Seiten hin mit Fasersystemen communicirte. Die überall vorhandenen grossen Zellen, welche wir als Ursprungszellen der vorderen Wurzelfasern kennen gelernt haben, stehen sämmtlich in mittelbarer (d. h. durch andere multipolare Zellen) oder unmittelbarer Verbindung mit dem zum Gehirn aufsteigenden Fasersystem, aber auch mit einem durch die hinteren Rückenmarkswurzeln eintretenden Fasersystem und endlich mit den Zellen der gegenüberliegenden Rückenmarkshälfte und mittelbar mit den Fasersystemen, welche mit diesen in Connex stehen. Von anatomischer Seite haben wir demnach keinen Grund, Zellen anzunehmen, in welchen primär eine Erregung entstände, und in welchen eine an-

kommende Erregung ihr letztes Ziel erreichte, keinen Ausweg zum Uebergang auf andere Fasern fände. Mit anderen Worten, das Mikroskop zeigt uns weder mit Bestimmtheit Zellen, welche wir darum für die Werkzeuge des Willens halten müssten, weil von ihnen nur ein System von Fasern mit peripherischer Endigung in Muskeln entspränge, noch Zellen, welche wir als Empfindungsapparate, als die letzten materiellen Mittler zwischen Sinneswerkzeugen und Seele betrachten müssten, weil in ihnen die von den Sinneswerkzeugen kommenden Fasern endigten, ohne dass ein zweites zum Gehirn gehendes Fasersystem aus ihnen entspränge. Freilich ist aber andererseits aus anatomischen Thatsachen keineswegs die Unmöglichkeit, dass der Wille von den Zellen der Vorderhörner aus die Muskelnerven zu erregen, die Seele aus Zellen des Rückenmarks Empfindungen abzulesen im Stande wäre, sicher zu erweisen. Zum Nachweis dieser Unmöglichkeit oder des Gegentheils müssen wir nach anderen, physiologischen Beweismitteln suchen; wohin und wie weit wir damit kommen, soll unten angedeutet werden. Als dritten Vordersatz stellen wir die Lehre hin, dass sämmtliche Fortsätze der Nervenzellen des Rückenmarks in functioneller Beziehung den Nervenröhren desselben vollkommen gleich sind, sämmtlich wie letztere: Leitungsbahnen des Erregungsvorganges darstellen, sei es, dass sie die in ihrer Mutterzelle entstandene Erregung einer Nervenfaser, oder die Erregung einer peripherischen Faser ihrer Mutterzelle zuleiten, oder von Zelle zu Zelle leiten. Erstere Functionen haben die in Wurzelfasern übergehenden Fortsätze, letztere die Fortsätze, welche Quercommissuren beider Rückenmarkshälften und Längscommissuren zwischen Rückenmark und Hirn darstellen. Wir begründen dieses Axiom auf die feste Ueberzeugung, dass es keinen frei endigenden Zellenfortsatz, wie ihn Koelliker annimmt, giebt, sondern alle entweder in Nervenfasern oder in andere Zellen übergehen.

Wenn wir nun auch den Nervenfasern des Rückenmarks doppelsinniges Leitungsvermögen zuerkennen, so sind doch auch hier, wie in den peripherischen Nervenstämmen, für jede der beiden entgegengesetzten Leitungsrichtungen besondere Fasern vorhanden, wie ja schon daraus, dass die peripherischen Nervenfasern continuirlich, oder durch Vermittlung von Nervenzellen in die Rückenmarksfasern übergehen, zu schliessen ist. Wir haben früher ausführlich erörtert, dass die Richtung der Leitung durch die Beschaffenheit der peripherischen und centralen Endapparate bestimmt wird; eine Faser, deren Erregungsapparat im Rückenmark oder Gehirn liegt, ist zur centrifugalen Leitung bestimmt und wird durch die Verbindung ihres peripherischen Endes mit Muskelfasern zur motorischen Faser. Eine Faser, deren Erregungsapparat (Sinnesorgan) am peripherischen Ende befindlich ist, ist zur centripetalen Leitung bestimmt, ist eine sensible Faser, durch die Art der centralen Endapparate, in welchen ihre Erregung einen Effect hervorbringt, zur Vermittlung verschiedener Empfindungsarten qualificirt. An den Fasern selbst verräth kein charakteristisches Merkmal ihre Bestimmung, die einfache mikroskopische Betrachtung einer Rückenmarksfaser

kann uns daher auch nicht lehren, ob es eine von ihrem centralen Erregungsapparat kommende, oder eine von aussen kommende, zu ihrem centralen Empfindungsapparat gehende ist. Merkwürdiger Weise kennen wir selbst an diesen beiden entgegengesetzten Arten der centralen Endorgane der Fasern keinen sichtbaren Unterschied, so dass, selbst wenn wir eine Faser im Rückenmark bis zu ihrem Eintritt in eine Nervenzelle verfolgt haben, aus dem mikroskopischen Habitus der Zelle allein jene Frage nicht beantwortet werden kann. Allerdings haben soeben Jacubowitsch und Owsjannikow als Resultat einer mikroskopischen Untersuchung der Nervenursprünge hingestellt, dass die functionell verschiedenen centralen Endapparate der Nervenfasern auch nachweisbare, constante mikroskopische Unterschiede zeigen, an welchen man sie erkennen könne, und zwar dass die Empfindungszellen durch ihre relative Kleinheit vor den grossen Ursprungszellen der motorischen Fasern sich auszeichnen; allein wir wagen noch nicht, den Satz als erwiesenes Gesetz hinzustellen. Bestätigt sich diese Behauptung und die als Beweisgründe angeführten Beobachtungen von Jacubowitsch und Owsjánnikow, so ist damit ein grosser Schritt vorwärts gethan, die Möglichkeit gegeben, schon durch das Mikroskop die physiologische Bestimmung der bis zu ihren Centralenden verfolgten Fasern zu eruiren. Als erste Consequenz würde sich dann für das Rückenmark (der Frösche und Fische wenigstens) herausstellen, dass in demselben nur grosse Bewegungszellen sich finden, also solche, von welchen aus eine motorische Faser entspringt und in Erregung versetzt wird, dass dagegen keine sensible Faser im Rückenmark in einer Empfindungszelle endigt, wohl aber ein Theil in Bewegungszellen (Reflexfasern). Wir würden aber noch kein Recht haben, jene Bewegungszellen als solche, von welchen aus der Wille wirkt, zu betrachten, da wir von denselben Zellen aus Commissurenfasern zum Gehirn laufen sehen, mithin unentschieden lassen müssen, ob diese Fasern die Leitungswege des Willenseinflusses zu den Erregungsheerden der motorischen Fasern sind. Ueber die Function der Commissurenfasern, über die Richtung, in welcher sie zu leiten bestimmt sind, könnte uns begreiflicher Weise das Mikroskop keinen Aufschluss geben.

Zur Entscheidung der Frage nach der physiologischen Dignität der anatomisch getrennten Fasersysteme des Rückenmarks führt das physiologische Experiment, die pathologische und pathologisch-anatomische Beobachtung. Diese Forschungsmittel sollen uns den Faserverlauf physiologisch interpretiren, motorische und sensible Fasern von ihrem Eintritt in das Rückenmark an in ihrem Verlauf bis zu ihrem centralen Endorgan verfolgen lehren; sehen wir, wie weit diese Aufgabe gelöst ist.[1]

Ch. Bell[2] hat zuerst durch schlagende physiologische Versuche den Beweis geliefert, dass die centrifugal und centripetal leitenden Nervenfasern vollständig gesondert in das Rückenmark eintreten und respective austreten, und zwar, dass die motorischen Fasern ausschliesslich in den vorderen Nervenwurzeln das Mark verlassen, um

zu den Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten zu gehen, die von der Peripherie kommenden sensibeln Fasern ausschliesslich durch die hinteren Nervenwurzeln das Rückenmark betreten. Man bezeichnet daher diese Thatsache als den BELL'schen Lehrsatz, die vorderen Wurzeln als die motorischen, die hinteren als die sensibeln. Es ist dieser Lehrsatz vielfach angegriffen, von einzelnen älteren Forschern sogar gänzlich umgekehrt, von anderen noch neuerdings seine unbedingte Geltung insofern bestritten worden, als man auch in den Vorderwurzeln sensible Fasern annahm; allein alle Einwände, von denen wir nur die wichtigsten nennen werden, sind sehr zweideutig, keiner sicher genug begründet. Eine vollständige Bestätigung erhielt der BELL'sche Lehrsatz zuerst durch die ausgedehnten sorgfältigen Versuche von J. MUELLER und PANIZZA,[3] später von allen Seiten her. In folgenden Experimenten findet derselbe seine Begründung. Legt man bei einem lebenden Thiere, am besten wählt man dazu aus bekannten Gründen „den stillen Freund der Physiologen", den Frosch, vom Rücken aus durch Aufbrechen der Wirbelbogen den Theil des Rückenmarks bloss, von welchem die Nervenstämme der hinteren Extremitäten ihren Ursprung nehmen, und durchschneidet mit der erforderlichen Vorsicht auf der einen, z. B. der rechten Seite, sämmtliche vorderen, auf der linken sämmtliche hinteren Wurzeln dieser Nerven, so zeigt sich unmittelbar nach beendeter Operation das rechte Hinterbein vollkommen gelähmt, das linke dagegen frei beweglich. Das Thier führt mit dem linken willkührlich alle locomotorischen Bewegungen meist vollkommen ebenso, wie im unversehrten Zustande aus, während es die rechte Extremität vollkommen unbewegt nachschleppt. Das umgedrehte Resultat giebt die Prüfung der Sensibilität. Wir können auf die Haut der linken Extremität die stärksten mechanischen, chemischen, thermischen Reize anwenden, dieselbe mit concentrirten Säuren ätzen, quetschen, verbrennen, ohne dass Bewegungen, Fluchtversuche eintreten, welche eine Schmerzempfindung verriethen, während dieselben Reize auf die rechte Extremität applicirt, sogleich die energischsten, unzweideutig die Schmerzempfindung verrathenden Bewegungen hervorrufen. Bei höheren Thieren bezeugen heftige Schmerzensschreie am deutlichsten das Vorhandensein der Sensibilität. Die Bewegungen, welche auf Hautreizung derjenigen Extremität, deren hintere Wurzeln unversehrt sind, entstehen, dürfen nicht etwa so gedeutet werden, als ob die erregten Nervenfasern selbst die motorischen wären, continuirlich zu den Muskeln gingen, welche in Contraction gerathen. Wir werden alsbald den Beweis liefern, dass diese Bewegungen theils auf Anregung einer bewussten Empfindung willkührlich erzeugte, theils durch Uebertragung der Erregung von einer sensibeln auf eine motorische Faser ohne Intercurrenz einer bewussten Empfindung hervorgebrachte, in keinem Falle aber direct durch die Fasern, deren peripherische Enden die Hautreize erregen, vermittelt sind. Zu noch schärferen Resultaten führen Reizungsversuche der blossgelegten und durchschnittenen Wurzeln selbst. Reizen wir z. B. durch Quetschen eine unversehrte vordere Wurzel, so treten, so lange die

Nerven noch erregbar, constant und unfehlbar Bewegungen derjenigen Muskeln und nur derjenigen Muskeln ein, welche von dem Stamm der gereizten Wurzel ihre Nerven erhalten, niemals aber irgend ein sicheres Zeichen der Empfindung. Reizen wir auf gleiche Weise die unversehrten hinteren Wurzeln, so treten allerdings auch Bewegungen ein, allein solche, welche sich entschieden als willkührliche, mittelbar durch eine bewusste Schmerzempfindung hervorgerufene kundgeben. Leider besitzen wir kein anderes objectives Merkmal für die Gegenwart einer Empfindung, als die secundär eintretende willkührliche Bewegung. Durchschneiden wir die vorderen Wurzeln quer zwischen ihrem Ursprung vom Rückenmark und ihrer Vereinigung mit den hinteren Wurzeln zum Stamme, so tritt auf Reizung des peripherischen Stumpfes constant Contraction der von dem Stamm versorgten Muskeln ein, während die Reizung des centralen Stumpfes von gar keinem Erfolg begleitet ist, das Thier vollkommen ruhig bleibt, weder eine Bewegung, die als directer Erfolg einer gereizten motorischen Faser, noch eine solche, welche als willkührliche Reaction auf Schmerzempfindung oder als Reflexbewegung zu deuten wäre, ausführt. Durchschneiden wir dagegen die hinteren Wurzeln, so bleibt umgedreht die Reizung des peripherischen Stumpfes ohne allen Erfolg, während auf Reizung des centralen Stumpfes die deutlichsten Zeichen der Schmerzempfindung (Fluchtversuche oder Schreie) eintreten.

Aus diesen Thatsachen geht zur Evidenz hervor, dass die vorderen Wurzeln solche Fasern enthalten, welche durch den centrifugal geleiteten Erregungsvorgang die Contraction der Muskeln direct vermitteln, das sind also die motorischen Fasern, dass dagegen die hinteren Wurzeln nur solche Fasern enthalten, welche durch die centripetal geleitete Erregung einen physiologischen Effect, sei es eine bewusste Empfindung, oder indirect durch mittelbare Auslösung der Erregung einer motorischen Faser eine Bewegung hervorbringen, das sind die sensibeln Fasern und die Reflexfasern, von welchen bereits bei der anatomischen Untersuchung des Rückenmarks die Rede war, auf deren Leistungen wir bald speciell zurückkommen.

Es bleibt uns übrig, einige Thatsachen zu beleuchten, welche scheinbar in Widerspruch mit dem Bell'schen Lehrsatz stehen. Es bewährt sich derselbe nicht, sobald wir uns zur Reizung der Wurzeln des elektrischen Stromes bedienen. Man sieht häufig Bewegungen auf Reizung des peripherischen Endes der durchschnittenen hinteren Wurzel, oder auch auf Reizung des centralen Endes der durchschnittenen Vorderwurzel eintreten, sobald man als Reiz den elektrischen Strom anwendet. Diese dem Gesetz widersprechenden Bewegungen sind jedoch nichts Anderes, als die oben pag. 454 und 470 erörterten paradoxen Zuckungen, deren nothwendige Entstehung sich aus den vorhandenen Verhältnissen leicht erklären lässt. Die Anatomie lehrt, dass motorische und sensible Wurzeln jedes Rückenmarksnerven sich bald nach ihrem Austritt aus dem Mark aneinander anlegen. Reizen wir mit einem elektrischen Strom das peripherische Ende einer sensibeln Wurzel, so ent-

steht in derselben ein elektrotonischer Zuwachsstrom, dessen Oeffnung und Schliessung auf die anliegenden motorischen Fasern erregend wirkt. Ebenso kann der elektrotonische Zuwachsstrom von den centralen Enden der vorderen Wurzeln aus hervorgerufen, im Rückenmark selbst auf benachbarte motorische Fasern erregend wirken und so secundäre Zuckungen veranlassen. Mit Nachdruck ist von einigen Seiten behauptet worden, dass diejenigen sensibeln Nerven, deren Erregung die vielfach besprochenen Muskelgefühle vermittelt, nicht durch die hinteren, sondern durch die vorderen Wurzeln das Rückenmark betreten; es existirt indessen auch für diese Behauptung nicht ein einziger irgend stichhaltiger Beweis, wohl aber Thatsachen, welche gegen dieselbe schwer in die Wagschale fallen. An Thieren wird die Frage kaum zu entscheiden sein, weil wir keine sicheren objectiven Merkmale für den Verlauf oder die Fortdauer des Muskelsinnes haben; alle jene, grösstentheils bereits zur Sprache gekommenen, zahlreichen Aeusserungen des Muskelsinnes, die so mannigfach sind, als die Verwendungen der grossen Menge willkührlicher Muskeln von verschiedener mechanischer Function, können nur am Menschen nach der subjectiven Auffassung des empfindenden Individuums selbst genau beobachtet werden.[4] Wir müssen daher auf geeignete pathologische Fälle bei Menschen warten, aus deren sorgfältiger Beobachtung zu erschliessen ist, ob die sensibeln Fasern, welche die Muskelgefühle vermitteln, durch die vorderen oder hinteren Wurzeln das Rückenmark betreten. Allein selbst wenn der günstige Fall einträte, dass z. B. alle vorderen Wurzeln der Nerven einer Extremität krankhaft zerstört, die hinteren aber unversehrt wären, oder umgedreht, so wäre doch immer sehr fraglich, ob dabei ein bestimmtes Resultat in Betreff des Muskelsinnes zu erlangen wäre. Von vornherein sollte man ein solches nur im zweiten Falle erwarten, d. h. wenn bei Zerstörung der hinteren Wurzeln die Bewegungen der Muskeln des unempfindlich gewordenen Gliedes mit genauen Muskelgefühlen noch immer verbunden wären, liesse sich mit einiger Sicherheit schliessen, dass die fraglichen sensibeln Fasern in den vorderen Wurzeln enthalten wären, wenn man nicht läugnen will, dass überhaupt sensible Fasern für den Muskelsinn vorhanden sind, worüber oben pag. 614 discutirt worden ist. Bei Zerstörung der vorderen Wurzeln und dadurch bedingter Lähmung der Muskeln kann von einer Prüfung der Empfindungen, welche mit der Bewegung dieser Muskeln sich verknüpfte, begreiflicher Weise nicht die Rede sein. Die übrigen Einwände gegen die Richtigkeit oder ausschliessliche Geltung des BELL'schen Lehrsatzes verdienen keine Berücksichtigung.[5]

Die Bahnen der willkührlichen motorischen und der sensibeln Erregung innerhalb des Rückenmarks sind noch nicht zweifellos dargethan, wir begegnen noch grösseren Widersprüchen bei der kritischen Betrachtung der von verschiedenen Forschern gemachten physiologischen Experimente und pathologischen Beobachtungen, als bei der anatomischen Erörterung des Faserverlaufs. Wäre letzterer von den Wurzeln aus bis zum Gehirn völlig klar nachgewiesen, so wäre eine

physiologische Prüfung der Erregungsbahnen überflüssig gemacht, nachdem einmal der Bell'sche Lehrsatz gegen allen Zweifel sicher gestellt wäre. Wenn motorische und sensible Fasern gesondert das Rückenmark betreten, so liegt auch die Voraussetzung nahe, dass sie innerhalb desselben gesonderte Wege zum Gehirn einschlagen, nicht promiscue in der weissen Substanz verlaufen. Wir haben nun bereits nachgewiesen, dass wahrscheinlich nur die sensibeln Fasern (mit Ausschluss der vorläufig als Reflexfasern bezeichneten) direct zum Gehirn laufen, die motorischen nur mittelbar mit dem Gehirn communiciren. Die Frage stellt sich demnach so: In welchen Theilen des Rückenmarks sind die Bahnen zu suchen, welche einen sensibeln Eindruck zum Gehirn leiten, und diejenigen, welche einen Willenseindruck vom Gehirn zu den Ursprungsorganen der motorischen Fasern fortpflanzen? Die Antworten hierauf sind unendlich verschieden ausgefallen, und wenn bis vor Kurzem eine auf gründliche Versuche gestützte Angabe sich lange Zeit in vollem Credit erhielt, so sehen wir leider in neuester Zeit auch diese wieder durch gewichtige Gründe angefeindet. Wir sehen bald die weisse, bald die graue Substanz als Leiter der sensibeln Eindrücke und des Willenseinflusses ausgegeben, bald die Vorder-, bald die Hinterstränge als Leiter der Empfindungseindrücke betrachtet u. s. w.[6] Vor Longet sehen wir Magendie, in Widerspruch mit sich selbst, bald den Hintersträngen, bald den Vordersträngen die letztgenannte Function zusprechen, Bellingeri lässt beide Stränge nur der Bewegung dienen, die vorderen den Willenseinfluss zu den Beugemuskeln, die hinteren zu den Streckmuskeln tragen, die Empfindungen ausschliesslich durch die graue Substanz geleitet werden. Schoeps und Rolando lassen beide Stränge ebensowohl Empfindung als Bewegung vermitteln; Calmeil, der sich ihnen anschliesst, hält ausserdem noch die graue Substanz für befähigt, allein sensible Eindrücke zum Gehirn zu leiten. Longet[7] war es, welcher im Jahre 1840 durch sorgfältige Experimente an höheren Thieren nach vorwurfsfreieren Methoden eine Lehre aufstellte, welche bis vor Kurzem von den meisten Physiologen angenommen wurde. Die Versuche und ihre Resultate sind kurz folgende. Während die früheren Experimentatoren nur einzelne Stränge durchschnitten, und die physiologischen Schlüsse aus den consecutiven Störungen gezogen hatten, schnitt Longet bei Hunden das blossgelegte Rückenmark in der Höhe des letzten Brustwirbels quer durch, und prüfte die Bedeutung der verschiedenen Theile durch Application von Reizen auf die beiden Schnittflächen. Nach der Durchschneidung war der hintere Körperabschnitt vollständig gelähmt. Die Versuche an der hinteren (Schwanz-) Schnittfläche ergaben, dass Galvanisiren der Hinterstränge weder directe Muskelcontractionen, noch Zeichen von Schmerz hervorbrachte, Reizung der Vorderstränge heftige Muskelzuckungen der hinteren Extremitäten, Reizung der Seitenstränge nur schwache Muskelzuckungen erzeugte. Die Versuche an dem Hirnende des Rückenmarks dagegen ergaben Zeichen der heftigsten Schmerzen bei Reizung der Hinterstränge, aber weder Schmerzerscheinungen noch Muskelcontractionen bei Reizung der Vorder- und Seitenstränge. Diese

Resultate waren so klar und constant, dass Longet selbst die Versuche als physikalisch exact bezeichnet, und auf dieselben den Ausspruch gründet, dass die Vorderstränge wie die vorderen Wurzeln ausschliesslich der Bewegung, die Hinterstränge wie die hinteren Wurzeln ausschliesslich der Empfindung dienen. Zu derselben Annahme war noch vor Longet bereits van Deen[8] durch eine grosse an Fröschen ausgeführte Versuchsreihe gelangt; die Richtigkeit seiner Schlussfolgerungen wurde jedoch von Stilling[9] mit grosser Energie und zum Theil gewichtigen experimentellen Beweisgründen bekämpft. Stilling selbst gelangte durch seine Versuche zu folgenden Sätzen über die Leitungswege im Rückenmark: Die hintere weisse Substanz ist empfindlich, doch nur wenn sie mit der grauen Substanz in Verbindung steht; die hintere graue Substanz ist empfindlich, mag sie mit der hinteren weissen Substanz in Verbindung stehen oder nicht, ohne hintere graue Substanz kommt keine Empfindung zu Stande; die vordere weisse Substanz ist unempfindlich, ebenso die vordere graue Substanz; die Bewegungen entstehen durch Vermittlung der vorderen grauen Substanz; ohne dieselbe kann der Wille keine Bewegung hervorbringen; die vordere graue Substanz trägt die Einflüsse des Willens (oder die Erregung sensibler Fasern, welche zu Reflexbewegungen führt) den vorderen Nervenwurzeln zu. Die hintere und vordere weisse Substanz leitet nach Stilling nicht in der Längsachse des Rückenmarks, sondern in der Querrichtung; erstere leitet die sensibeln Eindrücke von den hinteren Wurzeln quer nach der hinteren grauen Substanz, letztere die motorischen Einflüsse von der vorderen grauen Substanz nach aussen zu den vorderen Nervenwurzeln. Dass diese Sätze, insbesondere der letztere, unmöglich richtig sein können, lässt sich schon aus den anatomischen Thatsachen mit absoluter Gewissheit beweisen; bei den longitudinalen Fasern, welche ausschliesslich die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge bilden, kann von keiner anderen Richtung der Leitung, als der ihres Verlaufes, also der Längsachse des Markes parallel die Rede sein, nur die quer die Stränge durchsetzenden, in die graue Substanz eintretenden Wurzelfasern können in der von Stilling behaupteten Querrichtung leiten. Von anderen Widersprüchen, welche gegen Longet's Theorie erhoben wurden, erwähnen wir Tuerck's[10] Behauptung, dass die Seitenstränge ausschliesslich die Leitungswege für die sensibeln Eindrücke bilden. Welche Reihe verschiedener Ansichten über die grobe Anordnung der Erregungsbahnen im Rückenmark! Und doch stützt sich jede Ansicht auf eine Experimentalbasis, über deren Richtigkeit und Mängel selbst am Operationstisch nur schwierig ein sicheres Urtheil zu erlangen ist. Die Grundlagen aller der genannten Theorien kritisch zu beleuchten, wäre eine Aufgabe, welche, abgesehen von ihrer Misslichkeit und der Gefahr, trotz aller Vorsicht selbst zu irren, weit die Gränzen des Lehrbuches überschreiten würde. Die Versuche sind nicht allein an sich schwer auszuführen und erfordern grosse Dexterität, sondern noch weit schwieriger ist es, und hierin liegt der Grund der Differenzen, die directen Versuchsresultate richtig zu interpretiren. Ebenso schwierig ist

die richtige Benutzung pathologischer Fälle. Unseres Erachtens war es ohnstreitig LONGET's Theorie, welche bisher den meisten Anspruch auf vollen Glauben hatte, einmal, weil die Grundexperimente, die Hervorrufung von Empfindungen durch Reizungen der Hinterstränge, die Erregung directer Muskelbewegung durch Reizung der Vorderstränge leicht zu constatiren sind, zweitens weil die Ergebnisse aller neueren anatomischen Forschungen, welche einstimmig den unmittelbaren oder mittelbaren Zusammenhang der Hinterstränge mit den hinteren, der Vorderstränge mit den vorderen Wurzeln demonstriren, keine andere Annahme zulassen, als dass die Hinterstränge mit der Leitung der sensibeln Eindrücke, die Vorderstränge mit der Leitung motorischer Einflüsse beauftragt sind. Wir werden unten versuchen, ein Schema aufzustellen, welches unseres Erachtens am besten mit den anatomischen und physiologischen Thatsachen congruirt. Zunächst müssen wir aber der neuesten Experimentalarbeiten über die vorliegende Frage gedenken, deren überraschende, in ihrer Richtigkeit kaum glaubliche Resultate der Lehre von der Mechanik der Rückenmarksfunction eine ganz neue Gestalt geben, LONGET's einfache Sätze völlig unzureichend erscheinen lassen, und Räthsel zu Markte bringen, für welche wir uns vergebens nach einer einigermaassen plausibeln Lösung umsehen. Gleichzeitig und unabhängig von einander (einen kürzlich angesponnenen Prioritätsstreit mögen wir hier nicht berücksichtigen) haben zwei ausgezeichnete Experimentatoren, BROWN-SEQUARD und SCHIFF,[11] folgende wunderbare Thatsachen gefunden. Wenn die von Rumpf und Gliedern kommenden sensibeln Fasern nach ihrem Eintritt durch die hinteren Wurzeln in den Hintersträngen zum Gehirn emporsteigen, um diesem die sensibeln Eindrücke zuzuleiten, so muss man erwarten, dass Durchschneidung der Hinterstränge an irgend einer Stelle vollständige Unempfindlichkeit aller Körpertheile, an welche das Mark die sensibeln Fasern unterhalb der Schnittfläche abgiebt, herbeiführt, und in der That wurde dieser Erfolg bisher als durch Versuche constatirt betrachtet. Gerade das Gegentheil fanden BROWN-SEQUARD und SCHIFF. Sie beobachteten nach vollständiger (?) Durchschneidung beider Hinterstränge oberhalb der Wurzeln des *plexus ischiadicus*, dass die Sensibilität in den hinteren Extremitäten nicht allein nicht verloren ging, sondern im Gegentheil beträchtlich erhöht wurde, Hyperästhesie in denselben eintrat. Während man ferner erwarten sollte, dass nach Durchschneidung der Hinterstränge Reizung der peripherischen (Schwanz-) Schnittfläche keine Empfindungen hervorrufen könne, weil die gereizten Fasern ausser Communication mit dem Hirn gesetzt sind, sah BROWN-SEQUARD auf Reizung dieser Schnittfläche weit intensivere Empfindungen eintreten, als auf Reizung der centralen Schnittfläche, also der mit dem Hirn in unversehrter Verbindung gebliebenen Faserabschnitte. Schnitt BROWN-SEQUARD das ganze Mark mit Ausnahme der Hinterstränge quer durch, so zeigte sich trotz der Unversehrtheit der Hinterstränge Verlust der Sensibilität und natürlich motorische Lähmung in den hinteren Extremitäten. Während also dieses Experiment zeigt, dass Zer-

störung der hinteren grauen Substanz Verlust der Sensibilität bedingt, zeigte sich doch in allen Versuchen die graue Substanz auf directe Reizung unempfindlich.[12] Die Richtigkeit dieser Beobachtungen wird von so gewichtigen Zeugen verbürgt, dass zu einem Zweifel kein Recht vorhanden scheint. Was aber soll man daraus schliessen? Die genannten Männer folgern daraus: dass die Hinterstränge zur Leitung der sensibeln Eindrücke nach dem Gehirn nicht unumgänglich nothwendig, wohl aber die einzigen empfindlichen, d. h. auf directe Reizung Empfindung erzeugenden Theile des Markes sind, dass dagegen die graue Substanz, obwohl sie auf directe Reizung unempfindlich ist, den unentbehrlichen Leiter für die sensibeln Eindrücke bildet. Schiff hat der fraglichen in der hinteren grauen Substanz zu suchenden Substanz, welche räthselhafter Weise sensible Eindrücke leiten und doch selbst unempfindlich sein, d. h. direct gereizt keine Empfindungen vermitteln soll, einen besonderen Namen: ästhesodische Substanz gegeben, ohne mit diesem Namen eine physiologische Erklärung verbinden, den Widerspruch, welcher in der Annahme eines unempfindlichen sensibeln Leiters, und einer empfindlichen, nicht für die Leitung der sensibeln Eindrücke bestimmten Rückenmarkssubstanz liegt, lösen zu können. Wir kennen keine anderen Leiter als die Nervenfasern, und alle diese Leiter sind unseres Wissens durch die allgemeinen Nervenreize direct erregbar; die uns bekannten sensibeln Nerven, also die Leiter der sensibeln Eindrücke, sind zweifellos nicht nur am peripherischen Ende, sondern auch im Nervenstamm, in den hinteren Rückenmarkswurzeln und in den Hintersträngen durch mechanische, elektrische etc. Reize direct erregbar, also empfindlich, da ihre Erregung eben Empfindungen vermittelt. Nun lehrt ferner die anatomische Untersuchung, dass diese sensibeln Fasern, ehe sie in die Hinterstränge übergehen, sämmtlich durch die Hinterhörner der grauen Substanz durchtreten, eine grössere oder kleinere Strecke in derselben verlaufend, möglicher Weise Nervenzellen durchsetzend, und diese anatomische Thatsache allein lehrt zweifellos die Betheiligung der grauen Substanz an der Leitung der sensibeln Eindrücke. Während dieses Verlaufes durch die graue Substanz sollen aber die sensibeln Fasern unter Beibehaltung ihres Leitungsvermögens ihre Erregbarkeit verlieren, die sie vor dem Eintritt und nach dem Wiederaustritt besitzen, und das ist es, was allen unseren positiven Kenntnissen über die Nerventhätigkeit so widerspricht, dass es ganz unglaublich erscheint. Dass jene fragliche ästhesodische Substanz nicht aus Nervenfasern bestände, oder aus Nervenfasern von ganz anderen Eigenschaften und Fähigkeiten, wäre eine Annahme, zu welcher man sich ohne directe Beweise, den Ergebnissen der histiologischen Untersuchungen zum Trotz, schwerlich entschliessen darf. Nehmen wir selbst an, dass alle sensibeln Fasern in der grauen Substanz durch Nervenzellen durchtreten, und dass die Nervenzellen unempfindlich, d. h. durch jene mechanischen etc. Reize nicht erregbar wären, so würden doch die Fasern selbst innerhalb der grauen Substanz empfindlich bleiben; dass man aber beim Schneiden oder Stechen letz-

terer nur Nervenzellen und keine der darin verlaufenden Fasern träfe, ist nicht denkbar. Kurz, wir sehen keinen Weg, welcher sicher zur Aufklärung dieses Räthsels führte. Ein ebenso grosses Räthsel ist die Empfindlichkeit der peripherischen Schnittfläche der durchschnittenen Hinterstränge. Zunächst ist aus dieser Thatsache nothwendig der Schluss zu ziehen, dass in den Hintersträngen sensible Fasern vorhanden sind, welche nach rückwärts verlaufen; da wir nun eine Endigung dieser sensibeln Fasern im Rückenmark unterhalb ihrer Eintrittsstelle nicht voraussetzen dürfen, sondern annehmen müssen, dass ihre mit Empfindungsapparaten versehenen centralen Enden im Gehirn liegen, so müssen wir weiter folgern, dass diese rückwärts verlaufenden Fasern nach kürzerem oder längerem Verlauf umbiegen, um vorwärts nach dem Gehirn zu laufen, oder unter Vermittlung von Ganglienzellen mit zum Gehirn leitenden Fasern in Verbindung zu treten. Bei dieser Annahme, die zwar nicht anatomisch erwiesen, aber doch nicht unwahrscheinlich ist, stossen wir indessen auf eine weitere grosse Schwierigkeit. Wo verlaufen diese rückläufigen sensibeln Fasern, oder ihre mittelbaren Fortsetzungen zum Gehirn? In den Hintersträngen kann dies nicht der Fall sein, da nach deren vollständiger (?) Zerschneidung die Communication der fraglichen Fasern mit dem Gehirn nicht unterbrochen ist, wie die eintretenden Empfindungen beweisen. Es bleiben nur folgende Annahmen. Wahrscheinlicher Weise sind die rückläufigen Fasern solche der hinteren Wurzeln, welche nicht auf der Höhe oder oberhalb der betreffenden Wurzel, sondern unterhalb, nachdem sie eine Strecke in den Hintersträngen nach dem Schwanzende des Markes verlaufen sind, die graue Substanz betreten. Hier geschieht das Umbiegen oder der Eintritt in Ganglienzellen, von denen die Leiter zum Gehirn entspringen, da von einem Umbiegen innerhalb der weissen Substanz nicht die Rede sein kann. Entweder können nun die umgebogenen Fasern innerhalb der grauen Substanz aufwärts steigen, um erst oberhalb der Schnittfläche der Hinterstränge wieder in diese überzutreten, oder sie treten an irgend einer Stelle in die Seitenstränge über, und laufen in diesen zum Gehirn. Beide Annahmen sind möglich und erklären jenen Widerspruch, es sind aber eben nur Hypothesen. Eine dritte Annahme ist die von Brown-Sequard, dass diese rückläufigen sensibeln Fasern in die graue Substanz treten, ohne wieder in die weisse überzutreten, die Weiterleitung der sensibeln Eindrücke also lediglich innerhalb der grauen Substanz bis zum Gehirn geschehe. Zu dieser Annahme können wir Angesichts der anatomischen Thatsachen uns nicht entschliessen. Ganz wunderbar klingt die Angabe Brown-Sequard's, dass die Reizung der peripherischen Schnittfläche der Hinterstränge sogar intensivere Empfindungen erzeugen soll, als Reizung der centralen Schnittfläche; soll man daraus, wie Brown thut, schliessen, dass die Hinterstränge mehr rückläufige als aufsteigende sensible Fasern enthalten? Dieser Schluss ist misslich, einmal wegen des Mangels anatomischer Bestätigung, zweitens, weil doch auch zu den rückläufigen Fasern aufsteigende Fasern, welche sie mit dem Hirn verbinden, gehören, ja vielleicht eine grössere

Anzahl solcher rückläufiger Fasern durch je eine aufsteigende repräsentirt wird, man also erwarten sollte, dass ein gleicher Reiz, in gleicher Ausdehnung applicirt, die intensivere Empfindung von der centralen Schnittfläche aus erregen sollte, und zwar um so mehr, je näher dem Hirn der Schnitt geführt ist. Dagegen lesen wir mit Erstaunen, dass, wenn Brown-Sequard die Hinterstränge dicht unter dem verlängerten Mark quer durchschnitt, ihre mit dem Hirn in Verbindung stehende Abtheilung, die *corpora restiformia* der *medulla oblongata*, absolut unempfindlich wurden, während der peripherische Abschnitt sich überaus empfindlich zeigte. Es scheint hieraus nothwendig zu folgen, dass in den obersten Theilen der Hinterstränge gar keine zum Gehirn aufsteigenden sensibeln Fasern enthalten seien; wo aber, fragen wir, ist die ganze Masse der aufsteigenden Enden aller sensiblen Fasern des Rumpfes und der Extremitäten zu suchen? In der grauen Substanz suchen sie in Uebereinstimmung mit Stilling's älterer Annahme Brown-Sequard und Schiff, nur mit dem Unterschiede, dass Stilling die graue Substanz selbst als empfindlich betrachtet, letztere Beobachter dagegen als unempfindlichen Leiter. Wie dieser Widerspruch zu lösen, und die Annahme mit den anatomischen Datis in Einklang zu bringen sei, ist gar nicht abzusehen. Brown-Sequard fand ferner die Hyperästhesie der peripherischen Schnittfläche auch dann noch vorhanden, wenn er von den beiden Schnittflächen aus die Hinterstränge nach dem Gehirn zu und ebenso nach dem Schwanz zu von der grauen Substanz eine längere Strecke lospräparirte, so dass sie wie Lappen zurückgeschlagen werden konnten. Er stellte ferner noch folgenden Versuch an. Er durchschnitt die Hinterstränge an zwei $2^1/_2$ Centimeter von einander entfernten Stellen, so dass er ein zwischen beiden Schnitten gelegenes intermediäres Stück derselben erhielt. Während die Empfindlichkeit in dem mit dem Hirn verbundenen Abschnitt eine normale, in dem Schwanzabschnitt eine erhöhte war, zeigte das intermediäre Stück der Hinterstränge nur sehr schwache Sensibilität, Brown-Sequard erklärt dies durch die Annahme, dass in dem intermediären Stück die meisten Fasern an beiden Enden zerschnitten, einige wenige aber vorhanden waren, welche gerade innerhalb dieses Abschnittes in die graue Substanz eintraten, und so diesem Leiter die sensiblen Reize übergeben konnten.

Es ist eine Unmöglichkeit, das Chaos, in welches die anscheinend sichere klare Lehre von den Leitungswegen im Rückenmark durch die letztgenannten Arbeiten verwandelt worden ist, ohne neue gründliche Experimentalforschungen zu lichten. Es wäre vorläufig ebenso ungerecht, Brown-Sequard's Beobachtungen und Schlüsse Täuschungen und Irrthümer zu nennen, als es voreilig wäre, bei aller Achtung vor seiner Geschicklichkeit als Experimentator, allen seinen Angaben unbedingten Glauben zu zollen. Die Art der Versuche rechtfertigt ein gewisses Misstrauen weit mehr als unbedingtes Vertrauen. Wir begreifen z. B. nicht, wie es bei den Formverhältnissen der grauen und weissen Substanz im Säugethierrückenmark möglich ist, die Hinterstränge vollständig zu durchschneiden, ohne gleichzeitig graue Substanz, und zwar gerade

die hinteren Hörner, durch welche die sensibeln Fasern treten, zu verletzen. Durchschneidet man die Hinterstränge, ohne die graue Substanz zu berühren, so bleibt sicher in der Mehrzahl der Fälle auch ein guter Theil der Fasern der Hinterstränge, und zwar der jederseits nach innen vom grauen Horn liegende unversehrt. Wäre dies der Fall, so liesse sich das Fortbestehen der Sensibilität in den unterhalb des Schnittes ihre Nerven beziehenden Theilen erklären, während andererseits die Unempfindlichkeit der grauen Substanz sich leicht erklärt, wenn deren hinterste (von STILLING u. A. empfindlich gefundene) Parthien, die Spitzen der Hinterhörner zerstört sind, da das Mikroskop nur in diesen die durchtretenden Fasern der hinteren Wurzeln nachweist. Es liessen sich der Zweifel noch mehr erheben, wir beschränken uns aber hier auf die wenigen Andeutungen.

In dem Bisherigen haben wir von den Leitungswegen im Rückenmark im Allgemeinen gehandelt, ohne auf dessen Zusammensetzung aus zwei symmetrischen, zu einem grossen Theil vollständig von einander getrennten Seitenhälften Rücksicht zu nehmen. Wir haben jetzt den Beweis zu führen, dass keine Nervenfaser, weder eine motorische, noch eine sensible in dem Gehirn auf derselben Seite endigt, auf welcher sie durch eine vordere oder hintere Nervenwurzel das Rückenmark betreten hat, dass demnach die Nerven, welche die rechte Körperhälfte versorgen, in der linken Gehirnhälfte endigen und umgedreht; wir haben ferner zu untersuchen, an welcher Stelle die Fasern beider Klassen die Mittelebene überschreiten, zur entgegengesetzten Seite übertreten. Da diejenigen Fasern beider Körperhälften, welche von gleichen Theilen kommend, auf gleicher Höhe das Rückenmark betreten, auch auf gleicher Höhe zur anderen Seite übertreten, so findet eine Kreuzung der Nervenfasern beider Seiten statt. Wir haben also im Folgenden die Existenz und den Ort der Kreuzung der motorischen und sensibeln Fasern nachzuweisen; der Nachweis ist wiederum durch Vivisectionen und pathologische Beobachtungen zu liefern, ist indessen für den zweiten Theil der Frage ebenso schwierig, wie der für die Leitungswege im Allgemeinen zu führende, so dass wir leider auch hier auf schroffe Widersprüche in den Angaben verschiedener Beobachter in Betreff des Ortes der Kreuzung stossen.

Dass überhaupt Kreuzung stattfindet, ist eine seit alter Zeit bekannte Thatsache, welche durch häufige pathologische Fälle leicht zu constatiren ist. Apoplektische Blutergüsse oder anderweitige krankhafte Veränderungen in gewissen (unten zur Sprache kommenden) Theilen des Gehirns sind stets mit motorischer und sensibler Lähmung der entgegengesetzten Körperhälfte verbunden. So bedingen Blutergüsse in die rechten Streifen- und Sehhügel constant Lähmung der Muskeln der linken Extremitäten und Verlust des Empfindungsvermögens der linken Körperhälfte, ein evidenter Beweis, dass die Fasern, welche vermittelst der Willenseinflüsse die linken Extremitätenmuskeln bewegen, und diejenigen, welche die sensibeln Eindrücke der linken Körperhälfte zu den Empfindungsapparaten leiten, in der rechten

Gehirnhälfte endigen, irgendwo also, sei es innerhalb des Rückenmarks oder der *medulla oblongata*, oder des Gehirns selbst die Medianebene überschreiten müssen. Die Frage, wo dies geschieht, lässt sich auf anatomischer Basis wegen mangelnder Sicherheit derselben nicht vollständig entscheiden. Die von KOELLIKER angenommene Kreuzung der motorischen Vorderstränge ist, wie wir oben sahen, neuerdings sehr zweifelhaft geworden; ob die queren Commissurenfasern der beiderseitigen Ursprungszellen der motorischen Wurzelfasern eine Kreuzung der motorischen Leitung bedingen, lässt sich *a priori* nicht entscheiden. Für die Fasern der hinteren sensibeln Wurzeln ist ein theilweiser Uebertritt zur gegenüberliegenden Rückenmarkshälfte zwar wahrscheinlich gemacht, aber immer nur ein theilweiser, und dieser nicht einmal völlig zweifellos; bei Fischen und Fröschen fehlt selbst dieser theilweise Uebertritt. Mit völliger Sicherheit ist eine wirkliche Kreuzung gegenüberliegender Theile des Cerebrospinalorgans, und zwar der Seitenstränge des Markes, nur in der *medulla oblongata* als Kreuzung der Pyramiden dargethan; in welchem Verhältnisse diese zu der Kreuzung der Erregungsbahnen steht, werden wir sogleich sehen. Das physiologische Experiment zur Auffindung des Kreuzungsortes besteht in halbseitiger Durchschneidung oder Zerstörung verschiedener Stellen des Rückenmarks oder Gehirns. Gesetzt, wir hätten die rechte Rückenmarkshälfte in der Höhe der mittleren Brustwirbel quer durchschnitten, und es träte motorische Lähmung der rechten hinteren Extremität, dagegen sensible Lähmung d. h. Unempfindlichkeit der linken hinteren Extremität ein, so würden wir den Schluss ziehen, dass an der betreffenden Rückenmarksstelle sich die sensibeln Fasern der linken Extremität auf ihrem Wege zum Gehirn befänden, dagegen die motorischen der rechten Extremität auf ihrem Wege vom Gehirn, dass mithin der Kreuzungsort der sensibeln Fasern unterhalb, derjenige der motorischen Fasern dagegen oberhalb des Schnittes liegen müsste. Zeigte sich die motorische Lähmung auch dann noch auf derselben Seite, auf welcher die halbseitige Durchschneidung ist, wenn letztere am obersten Ende des Markes dicht unter der *medulla oblongata* ausgeführt wäre, so würden wir schliessen müssen, dass die motorischen Fasern sich überhaupt im Rückenmark nicht kreuzen, sondern erst höher oben u. s. w. Der Erste, welcher die halbseitige Durchschneidung des Markes ausgeführt hat, war VAN DEEN; allein freilich hat er nur an Fröschen operirt, von welchen ein Schluss auf höhere Thiere gerade in diesem Punkte nicht unbedenklich ist. Er fand, dass nach vollständiger querer Durchschneidung einer, z. B. der rechten, Rückenmarkshälfte oberhalb des Ursprungs der Extremitätennerven die Empfindung in der rechten Extremität fortbestand, dieselbe auch noch Bewegungen, welche aber VAN DEEN nur als Reflexbewegungen deutete, zeigte. STILLING dagegen, welcher im Uebrigen mit VAN DEEN übereinstimmt, lässt auf der Seite des Schnittes auch die willkührlichen Bewegungen fortbestehen, woraus auf eine Kreuzung der motorischen und sensibeln Fasern im Rückenmark dicht über ihrem Aus- und Eintritt durch die Wurzeln zu schliessen wäre. Ebenso giebt EIGENBROD[15] an,

nach Durchschneidung einer Markhälfte bei Fröschen willkührliche Bewegung und Empfindung derselben Körperseite unverändert gefunden zu haben, indem er als Beweis für die Spontaneität der Bewegungen anführt, dass sie auch nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln derselben Seite, auf welcher der Markschnitt war, sich zeigten, also keine Reflexbewegungen waren. Bei Säugethieren indessen vermisste Eigenbrod die willkührliche Bewegung auf der Schnittseite. Koelliker[14] fand bei Kaninchen nach halbseitiger Durchschneidung Fortbestehen der Empfindung auf der Seite des Schnittes, motorische Lähmung unvollständig auf beiden Seiten, beträchtlicher aber auf der Seite des Schnittes. Volkmann[15] dagegen fand constant vollkommene motorische Paralyse immer nur auf der Seite der Durchschneidung. Nach Volkmann fände daher gar keine Kreuzung der motorischen Erregungsbahnen innerhalb des Rückenmarks statt, während Koelliker die Resultate seiner physiologischen Versuche in Einklang mit seiner anatomischen Ansicht bringt, die unvollkommene Lähmung beider Seiten dadurch erklärt, dass ein Theil der motorischen Fasern sich bereits im Mark mit der vermeintlichen Kreuzung der Vorderstränge kreuzt, ein anderer in den Seitensträngen verlaufender Theil dagegen erst im verlängerten Mark mit der Kreuzung der Pyramiden. Ganz neuerdings hat Brown-Sequard,[16] freilich, wie es scheint, unbekannt mit den späteren deutschen Arbeiten und Ansichten, eine umfassende Experimentaluntersuchung über die in Rede stehende Frage nebst sorgfältiger Analyse einer grossen Anzahl pathologischer Fälle geliefert. Er fand, dass nach vollständiger querer Durchschneidung einer Rückenmarkshälfte in der Höhe des 10. Rückenwirbels, oder nach Ausschneidung eines ganzen Stückes dieser Hälfte constant die Sensibilität in der hinteren Extremität der gegenüberliegenden Körperseite beträchtlich vermindert oder vollständig aufgehoben war, während sie sich auf der Seite des Schnittes sogar beträchtlich erhöht zeigte. War die Seitenhälfte nicht vollständig zerschnitten, so zeigte sich je nach der Grösse des unverletzt gebliebenen centralen Theiles entweder nur eine unvollkommene Anästhesie, oder normale, selbst erhöhte Empfindlichkeit der Extremität der entgegengesetzten Seite. Wurde der Schnitt in der Höhe des zweiten oder dritten Halswirbels geführt, so zeigte sich die sensible Lähmung auf der ganzen gegenüberliegenden Körperhälfte, wurden dann die sensibeln Nerven, welche beiderseits zum Ohr gehen, blossgelegt, so zeigte sich der auf der Schnittseite befindliche mehr als normal empfindlich, der gegenüberliegende unempfindlich, oder nur sehr schwach reagirend. Wurde die eine Hälfte in der Gegend des 10. Rückenwirbels, die andere am Nacken durchschnitten, so zeigten sich beide hintere Extremitäten unempfindlich, die Vorderextremität auf der Seite des oberen Schnittes überempfindlich. Wurde der Abschnitt des Rückenmarks, von welchem die Nerven der Hinterextremitäten entspringen, der Länge nach in der Medianebene durchschnitten, so dass beide Seitenhälften vollständig von einander getrennt waren, so war die Sensibilität in beiden Extremitäten vollständig aufgehoben, obwohl die willkührliche Bewegung in ihnen

erhalten blieb. Dasselbe Verhalten der Sensibilität wies Brown-Sequard in einer Anzahl pathologischer Fälle bei Menschen, in welchen sich eine halbseitige krankhafte Veränderung des Rückenmarks fand, nach; wir haben keinen Raum diese Fälle zu beschreiben, und bemerken nur, dass freilich nicht alle sprechende Beweise sind, da bei manchen eine sorgfältige Prüfung des Verhaltens der Sensibilität im Leben, oder eine genaue Untersuchung des Markes nach dem Tode zu vermissen ist. Brown-Sequard schliesst aus seinen Experimenten und den pathologischen Beobachtungen, dass alle sensibeln Fasern, oder wenigstens beinahe alle innerhalb des Rückenmarks sich kreuzen; aus den Resultaten, welche die Untersuchung der Empfindlichkeit der hinteren Wurzeln beider Seiten unterhalb des Schnittes ergab, folgert er weiter, dass die Kreuzung in der Nähe des Eintrittes der Fasern in's Mark geschieht, zum Theil oberhalb, zum Theil vielleicht unterhalb der betreffenden Wurzel. Letzteres ging schon mit Nothwendigkeit aus der Existenz rückläufiger sensibler Fasern im Mark, wie sie Brown-Sequard annimmt, hervor. Was nun zweitens die motorischen Fasern betrifft, so kam Brown-Sequard zu dem Schluss, dass dieselben beim Menschen wenigstens gar nicht, bei Thieren wahrscheinlich zu einem sehr kleinen Theil, innerhalb des Rückenmarks sich kreuzen, sondern ihre Kreuzung sämmtlich in dem unteren Theil der *medulla oblongata*, nicht aber höher oben, wie von Einigen angenommen wird, (in der Brücke oder den Hirnschenkeln, oder den Vierhügeln) vollbringen. Halbseitige Durchschneidung des Markes war bei Thieren von motorischer Lähmung derselben Seite, wenn auch nicht immer vollkommener, gefolgt. Krankhafte Veränderung einer Rückenmarkshälfte bei dem Menschen bedingt vollkommene motorische Paralyse derselben Seite; ist die Affection in dem verlängerten Mark oder den darüber befindlichen oben genannten Centraltheilen gelegen, so zeigt sich je nach dem Sitz des Uebels an oder über der bezeichneten Kreuzungsstelle motorische Lähmung beider Körperhälften oder der entgegengesetzten Seite.

So steht jetzt die Frage nach dem Ort der Kreuzung der sensibeln und motorischen Fasern; wir sehen, dass die meisten Beobachtungen übereinstimmend für eine, anatomisch noch nicht sicher constatirte Kreuzung der sensibeln Fasern innerhalb des Rückenmarks sprechen, während die Ansichten in Betreff der motorischen Fasern sehr getheilt sind, unseres Erachtens aber die Ansicht von Volkmann und Brown-Sequard schon der Congruenz mit den Structurverhältnissen des Markes wegen entschieden das Meiste für sich hat, insofern sie die Nichtkreuzung innerhalb des Rückenmarks behauptet. Die Annahme einer ausschliesslichen Kreuzung der motorischen Fasern in der *decussatio pyramidum* ist darum bedenklich, weil an dieser Stelle nur die Seitenstränge, nicht aber die entschieden motorischen Vorderstränge zur Kreuzung kommen.[17]

Zum Schluss dieser verwickelten Erörterung wollen wir nach subjectivem Ermessen die Erregungsbahnen im Rückenmark, wie sie für uns am wahrscheinlichsten und den objectiven Thatsachen am ent-

sprechendsten sind, skizziren. In gewissen Theilen des Gehirns befinden sich zu beiden Seiten der Mittellinie die Ursprungsorgane derjenigen Fasern, durch welche der Wille als Erreger auf die zu den Muskeln gehenden Nervenfasern wirkt. Die Leitfasern des Willenseinflusses steigen auf der Seite, auf welcher sie entspringen, zur *medulla oblongata* herab, und treten in dieser wenigstens zum grössten Theil, einige vielleicht schon früher, andere wenige vielleicht erst im Rückenmark in die entgegengesetzte Hälfte des Cerebrospinalorganes über, um in den Seiten- und Vordersträngen der weissen Rückenmarkssubstanz abwärts zu laufen. Aus diesen treten sie allmälig in die Vorderhörner der grauen Substanz derselben Seite ein, und inseriren sich in die daselbst gelegenen grossen multipolaren Ganglienzellen, wahrscheinlich so, dass mit jeder solchen Leitfaser ein System von vielen oder wenigen untereinander zusammenhängenden Zellen in Verbindung steht. Aus diesen Zellen endlich entspringen als mittelbare Fortsetzung der fraglichen Fasern die Muskelnervenfasern, welche die weisse Substanz quer durchsetzend, durch die vorderen Wurzeln derselben Seite das Rückenmark verlassen. Ob durch die Commissurenfasern der beiderseitigen Ganglienzellen eine Ueberleitung des vom Hirn kommenden Willenseinflusses zu der gegenüberliegenden Rückenmarkshälfte möglich ist, muss dahin gestellt bleiben. Unsicherer ist die Verfolgung der sensiblen Erregungsbahnen. Die von der Peripherie kommenden sensibeln Fasern betreten sämmtlich ohne Ausnahme durch die hinteren Nervenwurzeln das Rückenmark, und dringen ohne Ausnahme in die Hinterhörner der grauen Substanz ein; viele auf der Höhe ihres Eintrittes, einige nachdem sie eine Strecke aufwärts verlaufen sind, nach Brown-Sequard's Experimenten ein grosser Theil derselben erst, nachdem sie eine grössere Strecke abwärts in den Hintersträngen verlaufen sind. Die Schicksale dieser Fasern, der weitere sensible Leitungsweg in der grauen Substanz, sind theilweise noch unklar. Bei Fischen und Amphibien hat es den Anschein, als ob alle hinteren Wurzelfasern in die vorderen Ganglienzellen gingen, bei den höheren Thieren und dem Menschen ist dies bestimmt nur mit einem Theile der Fasern der Fall, deren Function der folgende Paragraph erörtern soll. Allein auch bei den ersteren Thieren ist von physiologischer Seite zweifelhaft, ob wirklich alle Fasern der hinteren Wurzeln in die Ursprungszellen der motorischen sich inseriren, so dass dann die Weiterleitung ihrer Erregung zum Gehirn durch dieselben Fasern vor sich gehen müsste, durch welche die Willenserregung vom Hirn her geleitet wird. Die doppelsinnige Leitung in denselben Fasern hat nichts Undenkliches, wohl aber scheint es unmöglich, dass dieselben Hirnenden der Fasern als Erregungsheerde des Willens und als Empfindungsapparate gleichzeitig fungiren sollten. Ausserdem ist von anatomischer Seite nur der Verlauf dieser von den vorderen Zellen aufsteigenden Fasern in den Vorder- und Seitensträngen, keineswegs aber in den empfindlichen Hintersträngen erwiesen. Von physiologischer Seite sollte man daher erwarten, dass auch bei Fischen und Amphibien, wie bei den höheren Thieren, die zu den vorderen Zellen gehenden

hinteren Wurzelfasern nur Reflexfasern seien, die eigentlichen sensibeln Fasern aber, deren Erregung im Hirn in eine bewusste Empfindung umgesetzt wird, ohne Communication mit den genannten Zellen in den Hintersträngen zum Hirn emporsteigen. Es ist nun auch bei den höheren Thieren nicht unwahrscheinlich, dass die eigentlichen sensibeln Fasern durch die hintere graue Substanz nicht blos einfach durchlaufen, sondern, wie nach R. Wagner's Beobachtungen wirklich der Fall ist, vielleicht auch zunächst ihre Endigung in Ganglienzellensystemen finden, von denen dann als mittelbare Fortsetzungen Leiter zum Gehirn gehen. Wir suchten oben motorische Zellensysteme im Rückenmark physiologisch zu deuten, indem wir für sämmtliche Nervenfasern je eines Muskels ein solches System annahmen, welches dann nur durch je eine Längsfaser mit dem Gehirn communicirte; ebenso plausibel ist es, wie schon pag. 910 erwähnt, sensible Ganglienzellensysteme anzunehmen, von denen jedes vielleicht alle sensibeln Fasern je eines Weber'schen Empfindungskreises aufnähme, und dieselben durch eine einfache Längsleitungsfaser mit dem Empfindungsheerd im Hirn in Verbindung setzte. Wie verlaufen nun diese Leitungen zum Gehirn? Das Experiment und die pathologischen Beobachtungen sprechen mit grosser Bestimmtheit für eine Kreuzung derselben im Rückenmark. Das Mikroskop zeigt zwar nach den meisten Beobachtern einen Uebertritt sensibler Fasern zur anderen Seite, allein ebenso bestimmt behaupten die Meisten einen directen Austritt des grössten Theiles der sensibeln Fasern in die Hinter- und Seitenstränge derselben Seite gesehen zu haben, eine Kreuzung dieser Stränge aber ist von Keinem beobachtet. Dass diese Stränge und ganz besonders die Hinterstränge die sensibeln Eindrücke zum Hirn leiten, wie bis auf die neueste Zeit allgemein angenommen wird, dünkt uns immer noch trotz Brown-Sequard's und Schiff's wunderbaren Beobachtungen die wahrscheinlichste Annahme. In der grauen Substanz, welche diese Forscher als Leiter betrachten, finden wir keine Fasern, welchen diese Function zuzuschreiben wäre. Es bleibt für die zukünftige Forschung ein schwieriges, complicirtes Problem, die oben besprochenen Räthsel zu lösen, anatomische und physiologische Thatsachen in vollen Einklang zu einer exacten Lehre zu bringen.

[1] Jacubowitsch und Owsjannikow, *mikrosk. Unters. über die Nervenursprünge im Gehirn*, *Bull. de la classe phys.-mathem. de l'acad. imp. de Pétersbourg*, Tom. XIV. No. 11, pag. 173, fanden an den centralen Faserenden der verschiedenen Gehirnnerven je nach deren motorischer oder sensibler Function zwei verschiedene Arten von Ganglienzellen, an den motorischen Nerven grosse Zellen, wie in den Vorderhörnern der grauen Rückenmarkssubstanz, an den sensibeln Nervenzellen, welche 3—4mal kleiner, heller, grauweiss, mehr oval geformt als jene sind, und 3—4 Ausläufer haben, welche 3—4mal feiner, als die der grösseren Zellen sind. Es entspringen nach ihnen die drei höheren Sinnesnerven, der *n. opticus*, *acusticus* und *olfactorius*, ausschliesslich von kleinen Zellen, der *n. oculomotorius*, *trochlearis*, *abducens* und *facialis* theils von grossen, theils von kleinen Zellen; die letzteren dürften, wenn die ihnen vindicirte Function richtig ist, als Ursprungszellen der Nerven des Muskelsinnes zu betrachten sein, welcher ja besonders in den Augenmuskeln ausserordentlich entwickelt ist. Vom *n. trigeminus* entspringt die motorische *portio minor* von grossen Zellen zu beiden Seiten des Bodens der Rautengrube, die sensible *portio major* von kleinen Zellen der *corpora restiformia* und *olivaria*. — [2] Ch. Bell, *an idea of a new anatomy of the brain*, London 1811, und

Phys. u. pathol. Unters. des Nervensystems, aus d. Engl. von ROMBERG, Berlin 1832. — [4] MAGENDIE, *Journ. de physiol.* Tom. II. 1822, pag. 276; BÉCLARD, *élém. d'anat. générale*, Paris 1823, pag. 668; SCHOEPS, *über die Verrichtungen verschiedener Theile des Nervensystems*, MECKEL's *Arch.* 1827, pag. 368; J. MUELLER, *Phys.* I. pag. 560; PANIZZA, *ricerche speriment. sopra i nervi*, Pavia. — [5] PANIZZA beobachtete bei einer Ziege nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln der Beinnerven Unsicherheit in den Bewegungen, ob aber diese Unsicherheit als Beweis für den Verlust der Muskelgefühle anzusehen sei, ist sehr fraglich. — [6] Vergl. MAGENDIE, *Journ. de phys.* Tome III. 1823, pag. 153 und *Lec. sur les fonct. et les maladies du système nerveux*, Paris 1839, Tome II. pag. 153; BELLINGERI, *de medulla spin. nervisque ex ea prodeuntibus*, Turin 1823; SCHOEPS a. a. O.; ROLANDO, *sperimenti sui fasciculi del midollo spin.*, *Torino* 1828; CALMEIL, *recherch. sur la structure, les fonct. et le ramolliss. de la moëlle épinière*, *Journ. d. progrès*, Tom. XI. 1828, pag. 77. — [7] LONGET, *Anatom. u. Physiol. des Nervensyst.*, deutsch v. HEIN 1847, Bd. I. pag. 231; *recherch. expér. et pathol. sur les propr. et les fonct. des faisceaux de la moëlle épin. etc.* Paris 1841. Von den zwanzig pathologischen Fällen, welche LONGET als Beweise für seine Lehre anführt, referiren wir nur eine interessante Beobachtung von BEGIN, auf welche LONGET selbst, als auf „ein wahres physiologisches Experiment", durch Zufall am Menschen gemacht, das grösste Gewicht legt. Ein Mann wurde durch ein Messer im Nacken in der Höhe des fünften Halswirbels verwundet, es trat vollkommene Unbeweglichkeit des rechten Beines, unvollkommene des rechten Armes bei völlig ungestörter Sensibilität dieser Theile und des Rumpfes ein, am 8. Tage starb der Kranke. Die Section ergab, dass der rechte Vorderseitenstrang des Halsmarkes vollständig, aber ohne Verletzung des Hinterstranges oder der anderen Markhälfte durchschnitten war. Die gleichseitige Lähmung der unteren Extremität ist zugleich ein schlagender Beweis für die Nichtkreuznng der motorischen Fasern im Rückenmark. — [8] VAN DEEN, *Tijdschr. voor natuurlijke Geschied. en physiol. door* VAN DER HOEVEN *en* DE VRIESE, Deel V., 3. Stuk, pag. 151 (1838); *nadere Ontdekk. over d. Eigenschappen van het ruggemerg etc.* Leyden 1839; *traités. et decouv. sur la phys. de la moëlle épinière* (aus dem Holländ.), Leyden 1841. — [9] STILLING, *Unters. über die Function des Rückenmarks u. d. Nerven*, Leipzig 1842. — [10] TUERK, *über den Zustand d. Sensibil.*, *Wiener Ztschr. f. Aerzte*, März 1851; *Sitzungsber. d. Wiener Academie*, April u. März 1851 und Mai 1855. — [11] BROWN-SEQUARD's Arbeiten sind an sehr verschiedenen Orten zu finden; vergl. *récherch. et expér. sur la phys. de la moëlle épin.* Paris 1846; *Compt. rend. de l'acad.* 1847, pag. 389; *Compt. rend. de la soc. de biol.* 1849, pag. 194; *Gaz. méd. de Paris* 1849, pag. 233; 1850, pag. 169; 1851, pag. 209; 1855, No. 31, 36—38 u. 42; *Compt. rend. de l'acad.* 1855, 27. août et 24. septembre; P. BROCA, *rapport sur quelq. expér. de M.* BROWN-SEQUARD *etc. lu à la soc. de biol. le* 24. *juill.* 1855, Paris 1855; SCHIFF, *Mittheil. der Berner naturf. Ges.* 1853, pag. 336; *Compt. rend. de l'acad.* 1854, pag. 926; *Gaz. des hôpitaux*, 1855, No. 117, pag. 466. — [12] LONGET a. a. O. pag. 234 wendet gegen die Versuchsmethode mit Durchschneidung einzelner Rückenmarksstränge ein, dass schon nach blosser Eröffnung des Wirbelkanals in Folge der grossen Verletzung die Sensibilität fast auf Null herabsinke, die Prüfung derselben daher äusserst unsicher werde. Spätere Beobachter und besonders BROWN-SEQUARD fanden jedoch, dass vollständige Restitution der Sensibilität eintritt, wenn man nach Blosslegung des Rückenmarks das Thier einige Zeit sich erholen lässt. — [13] EIGENBROD, *über die Leitungsges. im Rückenmark*, Giessen 1849. — [14] KOELLIKER, *mikrosk. Anat.* Bd. II. 1. Abth. pag. 439. — [15] VOLKMANN, WAGNER's *Hdwrtrb.* a. a. O. pag. 552. — [16] BROWN-SEQUARD, *Compt. rend. de l'acad.* 1850, pag. 700, 1855, pag. 118; *Gaz. de médic.* 1855, No. 31 u. 36; *recherch. expér. sur la transmiss. croisée des impress. sensit.* Paris 1855, und *exper. and clinic. research. on the phys. and path. of the spinal cord.* Richmond 1855. BROWN-SEQUARD behauptet irriger Weise, dass bis jetzt ganz allgemein aus Missverständnissen der Beobachtungen GALEN's angenommen worden sei, dass weder die motorischen, noch die sensibeln im Rückenmark sich kreuzten, sondern ausschliesslich erst im verlängerten Mark, der Brücke etc. — [17] BROWN-SEQUARD (am zuletzt genannten Orte pag. 26) hat die Schwierigkeit, welche die Vorderstränge bei seiner Theorie machen, wohl empfunden, und raisonnirt folgendermaassen: Die Vorder- und Seitenstränge scheinen die willkührlichen Bewegungsfasern des Rückenmarks zu führen; es kreuzen sich aber nur die Seitenstränge, nicht die Vorderstränge, also nur 1/4—1/3 der motorischen Fasern im verlängerten Mark. Da aber die pathologische Erfahrung sicher lehrt, dass alle diese Fasern sich irgendwo kreuzen müssen, so bleiben folgende vier Möglichkeiten: 1) Die Kreuzung aller willkührlichen Bewegungsfasern geschieht durch die Kreuzung der Seitenstränge in den Pyramiden; 2) oder sie geschieht

theilweise in der *medulla oblongata*, theilweise in der Brücke und vor ihr; 3) oder sie geschieht in der *medulla oblongata* und im Rückenmark; 4) oder in allen den genannten Theilen. Nun glaubt Brown-Sequard nachgewiesen zu haben, dass sehr wenige motorische Fasern die Brücke erreichen, ohne sich gekreuzt zu haben, dass aber auch andererseits in dem Rückenmark keine Kreuzung derselben stattfindet; mithin bleibt ihm nichts übrig als anzunehmen, dass die sich nicht in den Pyramiden kreuzenden Fasern der Vorderstränge gar keine willkührlichen Bewegungsnerven seien. Einige interessante Versuche, welche er anstellte, scheinen allerdings dafür zu sprechen, dass im Rückenmark selbst zwar die motorischen Fasern in der grössten Menge in den Vordersträngen, in geringerer in den Seitensträngen enthalten seien, aber gegen das Hirn hin allmälig die Vorderstränge verlassen und in die Seitenstränge übergehen, in dem verlängerten Mark endlich in der scheinbaren Fortsetzung der Vorderstränge fast gar keine mehr enthalten seien. Durchschneidung der Vorderstränge in der Mitte des Rückens brachte nämlich beträchtlichere Lähmung hervor, als Durchschneidung der Seitenstränge; am Halsmark dagegen hatte die Durchschneidung der Seitenstränge beträchtlichere Paralyse zur Folge, und im verlängerten Mark endlich brachte die Durchschneidung des Theiles, in welchem die Vorderstränge sich fortsetzen, fast gar keine Paralyse hervor. Diese wichtige Frage ist einer weiteren Experimentalkritik zu unterwerfen.

§. 254.

Die reflectorische Thätigkeit des Rückenmarks. Wir haben im Vorhergehenden das Rückenmark lediglich als Leiter zwischen Gehirn und peripherischem Nervensystem betrachtet; jetzt kommen wir zu einer Klasse von Actionen desselben, bei welchen es selbstständig, ohne der Gegenwart und Mitwirkung des Hirns zu bedürfen, als Centralorgan fungirt. Diese Actionen bestehen in der Uebertragung des Erregungszustandes einer Nervenfaser auf eine andere; die durch solche Uebertragungen bedingten physiologischen Effecte bezeichnet man im Allgemeinen mit dem Namen der Reflexerscheinungen, und unterscheidet, je nach den physiologischen Leistungen der primär und der secundär erregten Nervenfasern, vier Arten derselben. Die Uebertragung der Erregung von einer sensibeln, centripetalleitenden Faser auf eine motorische, centrifugal leitende führt zur Reflexbewegung, die Mittheilung der Erregung einer motorischen Faser auf eine sensible soll die Reflexempfindung, die Uebertragung der Erregung von motorischen zu motorischen, von sensibeln zu sensibeln Fasern die Mitbewegung und die Mitempfindung bedingen. Nur die erste der genannten vier Arten, die Reflexbewegungen, können als zweifellos constatirte Reflexerscheinungen betrachtet werden, die als Reflexempfindungen, Mitbewegungen und Mitempfindungen gedeuteten Erscheinungen sind theils nicht mit hinlänglicher Sicherheit beobachtet, theils in ihrer Interpretation als Folgen der Erregungsübertragung von Faser zu Faser mehr als fraglich. Mit anderen Worten: sicher erwiesen ist nur der Uebergang der Erregung von einer an der Peripherie gereizten sensibeln Faser innerhalb des Rückenmarks (oder Gehirns) auf eine motorische Faser; tausendfache Erscheinungen sind mit Bestimmtheit auf diesen Vorgang zurückzuführen. Dagegen müssen schon *a priori* die anderen hypothetischen Uebertragungsvorgänge Zweifel gegen ihre Existenz und ihre Möglichkeit erwecken, oder wenigstens müssen wir von vornherein

wichtige Unterschiede dieser Vorgänge von dem der Reflexbewegung zu Grunde liegenden statuiren. Bei den Reflexempfindungen müssten wir einen centripetalen Erregungsvorgang in einer motorischen Faser voraussetzen, welcher dann in deren centralem Ende, wenigstens ihrem nächsten Ende im Rückenmark, auf eine sensible Faser übertragen würde; ein solcher ist aber weder erwiesen, noch wahrscheinlich, da die fraglichen Erscheinungen eintreten, während eine centrifugale Erregung die motorische Faser durchläuft und den betreffenden Muskel zur Zuckung bringt. Denkbar wäre nur, dass von der Ursprungszelle einer motorischen Faser aus gleichzeitig mit der Erregung der letzteren durch einen anderen Ausläufer der Zelle eine Erregung nach einem Empfindungsheerd geleitet würde; dann fiele aber der Begriff der Reflexerscheinung weg. Eine Mitempfindung liesse sich so erklären, dass der im centralen Ende einer Empfindungsfaser ankommende Erregungsprocess von dort aus anderen Empfindungsapparaten (durch Ganglienzellenanastomosen) zugeleitet würde. Wie aber eine Mitbewegung als Reflexerscheinung gedacht werden soll, ist nicht einzusehen; es kann eine solche auch nur durch gleichzeitige Erregung mehrerer Fasern, nicht aber durch Uebertragung von motorischer zu motorischer Faser zu Stande kommen. Freilich giebt es eine Annahme, bei welcher sich die Sache ganz anders gestaltet, und auch die Reflexempfindungen, Mit-Empfindungen und Bewegungen als auf Uebertragung beruhend sich denken lassen, die Annahme der Querleitung, d. h. der Abgabe der Erregung einer Faser an eine andere, mit welcher sie im Verlauf in Berührung kommt, durch die Scheide hindurch. Dann lässt sich denken, dass z. B. die centrifugal verlaufende Erregung einer motorischen Faser irgendwo innerhalb des Hirns oder Rückenmarks an eine vorbeilaufende sensible Faser übergeht, und in dieser zu einem Empfindungsapparat gelangt; noch leichter lassen sich dann Mitempfindungen und Mitbewegungen erklären, da ja sensible und motorische Fasern in den Centralorganen zu Strängen zusammengeordnet in inniger Berührung verlaufen. Die Annahme der Querleitung ist aber unseres Erachtens vollkommen unstatthaft; wir haben sie bereits mehrfach in der allgemeinen Nervenphysiologie bekämpft, und werden bei den hier zu erörternden Reflexbewegungen ihre Unhaltbarkeit weiter zu begründen suchen.

Unter Reflexbewegungen versteht man alle diejenigen Bewegungen, welche durch die Erregung von Empfindungsnerven ohne Zuthun des Willens hervorgerufen werden. Wir wollen zunächst die Erscheinungen selbst und ihre Bedingungen in's Auge fassen und uns sodann zu der Theorie derselben wenden.[1]

Bekannte Beispiele von Reflexbewegungen sind: das Niesen auf Kitzel der sensibeln Nerven der Nasenschleimhaut, das Husten auf Reizung der Kehlkopfschleimhaut, die Bewegungen der Armmuskeln bei leiser Berührung der Achselhöhle, oder der Beinmuskeln bei Kitzel auf der Fusssohle. Eine Menge hierher gehörige Erscheinungen sind bereits in den früheren Kapiteln abgehandelt worden: wir erinnern an die Bewegung der Iris auf Reizung des Opticus, die Contraction des Hammer-

muskels auf Reizung des Acusticus durch intensive Schallbewegung, die peristaltischen Bewegungen der Schlundmuskeln bei Berührung der Rachenschleimhaut durch Bissen oder Flüssigkeiten u. s. w.; eine grosse Anzahl anderer werden noch zerstreut in späteren Kapiteln zur Sprache kommen. Jeder Laie weiss, dass Niesen und Husten z. B. keine willkührlichen Bewegungen der Exspirationsmuskeln sind, dass sogar der Wille schwer oder gar nicht im Stande ist, ihr Zustandekommen auf die genannten Reize zu hemmen. Kitzel führt auch bei Schlafenden zu denselben Bewegungen, wie bei Wachenden; ebenso treten im Schlafe die Schluckbewegungen beim Andrängen des angesammelten Speichels ein. Während wir an uns selbst leicht die Unwillkührlichkeit gewisser auf Reizung sensibler Nerven eintretenden Bewegungen constatiren können, ist es bei Experimenten an Thieren oft nicht leicht, die wahren Reflexbewegungen von willkührlichen, auf bewusste Empfindungen erfolgenden und von directen Reizbewegungen zu unterscheiden. Die Geschichte der Nervenphysiologie lehrt, wie oft man insbesondere bei der Experimentalprüfung der Leistungen der Nervencentra nach beiden Seiten hin gesündigt, theils ohne Beweise für gewisse Bewegungen den Willen als Autor ausgegeben, theils zweifelhafte und selbst entschieden willkührliche Bewegungen zu den Reflexbewegungen gezählt hat. Belege finden sich im vorhergehenden Paragraphen. Mit vollkommener Sicherheit können wir nur dann eine auf sensible Eindrücke erfolgende Bewegung als reflectorische bezeichnen, und einer seelischen, d. h. einer willkührlichen Reactionsbewegung auf bewusste Empfindung entgegensetzen, wenn wir den Willenseinfluss gänzlich eliminirt haben. Hierzu stehen uns zwei Wege offen, die Enthauptung oder Enthirnung und die Narkose. Was letzteren Weg betrifft, so beruht er darauf, dass gewisse sogenannte narkotische Stoffe die Fähigkeit haben, wenn sie in das Blut aufgenommen, mit demselben in gewissen Mengen den Centralorganen des Nervensystems zugeführt werden, das Empfindungsvermögen sowohl als den Willenseinfluss während der Dauer ihrer Einwirkung zu schwächen oder gänzlich aufzuheben. Mit anderen Worten, die in Rede stehenden Stoffe, von denen wir als Repräsentanten Opium, Strychnin, Aether, Chloroform nennen, bringen eine derartige Veränderung in den Elementen der Centralorgane, und zwar höchst wahrscheinlich in den End- und Ursprungsapparaten der sensibeln und motorischen Fasern, den Ganglienzellen, hervor, dass der Erregungszustand einer sensibeln Faser nicht mehr eine bewusste Empfindung hervorbringen kann, der Wille nicht mehr erregend auf die motorischen Fasern wirken kann. Das Leitungsvermögen und die Erregbarkeit der Fasern selbst werden aber durch diese Stoffe keineswegs aufgehoben; directe elektrische, mechanische etc. Reizung bei motorischen Nerven bewirkt auch in der Narkose Muskelzuckung, für das unveränderte Leitungsvermögen und die fortbestehende Erregbarkeit der centripetalleitenden Fasern liefern eben die Reflexbewegungen, welche während der Narkose sogar weit leichter eintreten, die unzweideutigsten Beweise.

Der zweite Weg, den Willenseinfluss zu eliminiren, die Zerstö-

rung oder Entfernung des Gehirns, stützt sich auf die Annahme, dass das Gehirn das ausschliessliche Organ der psychischen Functionen sei, ausschliesslich im Gehirn die Erregung sensibler Fasern auf die Seele wirke und sie zur bewussten Empfindung veranlasse, ausschliesslich vom Gehirn aus die Willenskraft der Seele erregend auf die zu den Muskeln gehenden Fasern wirken könne. Die Frage, ob diese Annahme ganz richtig und allgemein für alle Thiere gültig sei, ist eine äusserst difficile, welche wir aber unmöglich umgehen können und für deren Erörterung wir gerade hier die passendste Stelle glauben. Es versteht sich von selbst, dass wir dabei nicht von psychologischen Axiomen ausgehen dürfen, wie dies häufig geschehen ist, sondern mit nüchterner Kritik auf rein physiologischem Boden prüfen, ob der Einfluss des Willens auf die körperliche Maschine und die Umsetzung der physischen Bewegungen in den sensibeln Nerven in bewusste Empfindungen gänzlich aufgehoben sei, wenn das Gehirn zerstört, oder durch Lostrennung vom Rückenmark von jeder Wechselwirkung mit den vom Rückenmark ihre Nerven beziehenden Körpertheilen abgeschnitten ist. Halten wir uns hierbei mit strenger Consequenz an die Thatsachen, und suchen wir uns bei ihrer Interpretation von jedem Vorurtheil zu emancipiren, so hoffen wir auch die gefährlichen Klippen dieser Discussion umsteuern zu können, und brauchen nicht zu fürchten, eines einseitigen Spiritualismus oder eines rohen Materialismus beschuldigt zu werden. Die Frage nach dem „Sitz der Seele“ ist eine uralte, ein Blick auf die Geschichte lehrt, wie irrationell und unphysiologisch man bei den Versuchen, sie zu beantworten, verfahren, wie rohe Antworten man zu Tage gefördert hat; glücklicher Weise fühlen wir uns zu einer kritischen Beschauung derselben nicht gehalten. Die Stellung der Frage ist jetzt eine ganz andere; kein Mensch denkt mehr daran, in einem bestimmten Winkel der Nervenmaschine für die Seele einen Thron ausfindig zu machen, von welchem aus sie ihre Befehle zu den motorischen Fasern schickt, und den ankommenden Botschaften der sensibeln Fasern Audienz giebt. Wir wissen jetzt, dass die verschiedenen Actionen der Seele an verschiedene Theile der Maschine gebunden sind, dass mit dem Verlust oder der Entartung einzelner Theile der Maschine bestimmte Seelenvermögen aufhören, zur Erscheinung zu kommen, bei integrirendem Fortbestehen der übrigen, und sind ernstlich bemüht, die Organe der einzelnen Actionen ausfindig zu machen. Freilich sind wir hierin noch weit zurück, und die Bestrebungen, die Seelenthätigkeiten in diesem Sinne zu localisiren, haben zu manchen Verirrungen, vor Allem zu der crassen Ausgeburt, welche unter dem Namen Phrenologie den Namen einer Wissenschaft sich anmaasst, geführt. Wissen wir aber einmal, dass die Seele mit allen ihren Vermögen weder in die Zirbeldrüse eingezwängt ist, noch überhaupt als Ganzes in irgend einem anatomisch abgegränzten Theile der Centralorgane haust, sondern, dass die physischen Vorgänge, welche ihren einzelnen Thätigkeitsäusserungen zu Grunde liegen, in discreten Parthien der grauen Substanz zu suchen sind, so hat für uns auch die Frage, ob nicht auch die graue Substanz

des Rückenmarks, welche keinen einzigen wesentlichen Unterschied von der des Hirns zeigt, zur Vermittlung psychischer Actionen befähigt und bestimmt sei, von vornherein volle Berechtigung. Dass man dieselbe so oft als unstatthaft perhorrescirt hat, dünkt uns eine ebenso grosse physiologische Sünde, als ihre aprioristische unbedingte Bejahung. Man hat die Frage zurückgewiesen, in der Meinung, dass sie in ihren Consequenzen in Widerspruch mit dem festgestellten Begriff einer immateriellen Seele gerathe; man hat aber unseres Erachtens theils die Consequenzen selbst verkannt, theils darin gefehlt, dass man den Axiomen der Psychologie das Recht, die physiologische Fragestellung zu bestimmen und zu corrigiren, eingeräumt hat. Jede Wissenschaft darf und muss selbstständig ihres Weges auf eigenem Boden gehen, wenn sie ihr Ziel erreichen will, nicht aber von anderen ihren Weg sich dictiren lassen; kommen beide über gleichlautende Fragen zu widersprechenden Ergebnissen, so ist eine unzweifelhaft irre gegangen, welche aber, das kann nur weitere Forschung oder unparteiische Abwägung der beiderseitigen Beweisgründe zeigen, nie hat eine das Recht, das Richteramt über die andere zu usurpiren. Diese Bemerkungen mussten wir vorausschicken, um unseren Standpunkt bei den folgenden Betrachtungen zu rechtfertigen.

Wir fragen also: *Ist das Rückenmark nach aufgehobener Continuität mit dem Gehirn noch befähigt, den Einfluss des Willens auf die von ihm abgehenden motorischen Fasern zu übertragen, und andererseits die Erregungszustände der eintretenden sensiblen Fasern in bewusste Empfindungen umzusetzen?* Mit anderen Worten: besitzt auch das *Rückenmark* wie das Hirn „*sensorische Functionen*?“ Nur wenn wir mit Bestimmtheit eine verneinende Antwort geben können, dürfen wir alle vom enthaupteten Thiere ausgeführten Bewegungen als unwillkührliche, als Reflexbewegungen auffassen, welche ohne Einmischung der Seele lediglich durch maschinenmässige Uebertragung der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern entstehen. Die Antwort finden wir durch sorgfältige vorurtheilsfreie Beobachtungen der Thätigkeitsäusserungen enthaupteter Thiere, oder solcher, bei denen wir Hirn und Rückenmark ausser Zusammenhang gesetzt haben. Von der grossen Mehrzahl der Physiologen wird dem Rückenmark das Vermögen, bewusste Empfindung und willkührliche Bewegung zu vermitteln, auf das Bestimmteste abgesprochen, und schwerlich würde man zu einer gegentheiligen Behauptung gelangen, wenn man sich lediglich an die bei Menschen gemachten Beobachtungen hält. Unzählige pathologische Fälle an Menschen beweisen, dass bei krankhafter Entartung oder Verletzung des Rückenmarks an einer Stelle alle unterhalb der Verletzung ihre Nerven beziehenden Körpertheile dem Willen entzogen sind, und von ihnen aus keine bewussten Empfindungen mehr erzeugt werden können, wohl aber Reflexbewegungen. Von zahllosen Fällen nur einen. MARSHALL HALL[2] erzählt von einem Manne, welcher sich durch einen Fall das Rückenmark am Nacken verletzte. In Folge davon fand sich die untere Körper-

hälfte und die unteren Extremitäten aller Empfindung beraubt, und der Wille konnte keine Muskel derselben zur Bewegung bringen. Trotz der vollständigen Anästhesie und einer völligen Unfähigkeit zu willkührlichen Bewegungen aber wurden die Extremitäten, wenn man sie stach oder mit kaltem Wasser besprengte, oder die Fusssohle kitzelte, mit Heftigkeit angezogen, ohne dass der Patient Schmerz, Kälte oder Kitzel empfand, ohne dass ihm die auf diese Reize folgende Bewegung bewusst war. Solche Beobachtungen scheinen entscheidend, wenn man nicht zu äusserst gewagten Erklärungen seine Zuflucht nehmen will. Pflueger z. B. meint, dass auch in diesen Fällen das Vorhandensein von Bewusstsein in dem unteren Abschnitt des Rückenmarks nicht widerlegt sei; es könne ein vom Hirnbewusstsein gesondertes Rückenmarksbewusstsein existiren, über dessen Existenz aber selbst der Patient nichts aussagen könne, da wir bei ihm nur das gesonderte Hirnbewusstsein befragten. Unseres Erachtens existirt beim Menschen nicht eine einzige Beobachtung, aus welcher sich mit einiger Berechtigung die Existenz von Empfindungs- und Willensvermögen im Rückenmark erschliessen liesse. Wir schliessen hierbei nicht aus die Beobachtungen,[3] dass Acephalen oder künstlich enthirnte Neugeborne geschrieen, alle Glieder bewegt, gesaugt, fest zugegriffen haben; wir schliessen ferner nicht aus die Beobachtungen von Bewegungen bei enthaupteten Menschen, welche das Gepräge der Spontaneität zu tragen schienen. Es bleibt überall die Deutung als Reflexbewegung möglich, wenn auch der primäre sensible Reiz für jede der beobachteten Bewegungen nicht immer nachzuweisen ist, es lässt sich kein zwingender Grund zur Annahme einer Betheiligung des Sensoriums an diesen Bewegungen finden, wie wir bei den entsprechenden Beobachtungen an Thieren sehen werden.

Bei den Thieren kommen wir entschieden nicht so leicht und einfach über die Frage hinweg; bei der unbefangensten Prüfung begegnen wir hier einer Menge von Erscheinungen nach der Enthauptung, für welche die Deutung als Reflexbewegungen weit gezwungener und unwahrscheinlicher ist, als das Zugeständniss eines sie veranlassenden Rückenmarkssensoriums, für welche mindestens beide Auslegungen gleiches Recht haben. Fast alle Physiologen haben recht wohl die Schwierigkeiten und Misslichkeit empfunden, welche die unbedingte Erklärung aller Bewegungen enthaupteter Frösche z. B. als Reflexbewegungen hat; allein im festen Glauben an das Axiom der Untheilbarkeit des Sensoriums haben sie oft, um diesem nicht zu widersprechen, zu den geschraubtesten Hypothesen ihre Zuflucht nehmen müssen; nur wenige haben die Möglichkeit eines Sensoriums im Rückenmark zugestanden, eine noch geringere Zahl dessen Existenz bestimmt behauptet. In früherer Zeit ist dies von Prochaska, Legallois, Cuvier und selbst Volkmann, in neuester Zeit mit grosser Energie von Pflueger[4] geschehen. Es liegt weit ausser unserer Sphäre, die Zulässigkeit jenes Axioms vom psychologischen Standpunkte aus zu kritisiren, zu untersuchen, ob man von einer theilbaren Seele einen Begriff sich bilden und diesen mit anderen Anschauungen in Einklang bringen könne, die imma-

terielle Seele als solche gehört nicht vor unser Forum. Die Physiologie aber, abgesehen davon, dass für sie ein solches Axiom nicht Basis ihrer Untersuchungen und Theorien sein kann, muss die Theilbarkeit der Seele statuiren, weil es keine andere Erklärung für das Factum giebt, dass eine grosse Anzahl niederer Thiere durch Theilung sich fortpflanzen, oder durch künstliche Theilung sich vermehren lassen, und jedes aus einem Theil des Mutterkörpers hervorgehende Individuum eine Seele mit demselben Vermögen wie das Mutterthier als Ganzes hat. Wenn demnach bei einer Klasse die Theilbarkeit des Sensoriums mit aller Dialektik nicht wegzuläugnen ist, so ist die Frage auch für höhere Thiere nicht allein erlaubt, sondern auch geboten; dass sie nicht aus der Analogie allein zu entscheiden ist, versteht sich von selbst, ob zur sicheren Entscheidung überhaupt genügendes Material vorliegt, werden wir gleich sehen. Die Möglichkeit einer Theilbarkeit des Sensoriums darf schon darum auch bei höheren Thieren nicht *a priori* zurückgewiesen werden, weil mit absoluter Gewissheit feststeht, dass die Theile der Nervenmaschine, an welche die Aeusserungsfähigkeit des Empfindungs- und Willensvermögens der Seele gebunden ist, eine räumliche Ausdehnung haben, dass diese ausgedehnten Parthien wiederum aus einer Unzahl von Einzelapparaten bestehen, deren jeder für sich von der Seele Willensbefehle empfangen, oder Empfindungen an sie abgeben kann. Liesse sich also erweisen, dass die betreffenden Parthien in ihrer Ausdehnung die Gränzen des Gehirns überschritten, auch in das Rückenmark herabreichten, liesse sich ferner erweisen, dass Verletzung dieser ausgebreiteten Parthien an einer beschränkten Stelle deren Leistungen im Dienste der Seele nicht vollständig in allen Theilen aufhöbe, so dürften wir mit Bestimmtheit voraussetzen, dass nach Trennung von Hirn und Rückenmark in jedem für sich der Empfindungen und Willenseinfluss vermittelnde Theil zu functioniren fortführe, so gut als jedes Stück der getheilten Naide zu empfinden und zu wollen fortfährt, weil in jedem ein Theil der Nervenapparate dazu unversehrt erhalten ist. Das Zugeständniss dieser Möglichkeit scheint mir auch durchaus nicht so absolut unvereinbar mit dem Begriff der immateriellen Seele, als von manchen Seiten behauptet wird. So gut wir in dem Sinne eine „Theilbarkeit der Seele" zugestehen müssen, als wir wissen, dass sie zu verschiedenen Thätigkeitsäusserungen sich verschiedener, räumlich getrennter Apparate bedient, anderer zur Realisirung ihrer Willenskraft, anderer zur Bildung bewusster Empfindungen, und zwar verschiedener für die verschiedenen Arten der Sinnesempfindung; so gut wir ferner insofern eine Theilbarkeit zugestehen müssen, als wir durch Entfernung oder Zerstörung eines bestimmten Hirntheils der Seele eine ihrer Actionen ausser Wirksamkeit setzen können: ebenso lässt sich auch wohl die Theilbarkeit einer einzelnen Seelenaction mit der Theilung des dieselbe vermittelnden Apparates denken, so lange die Theile des Apparates zu ihren physischen Functionen befähigt bleiben. Bevor die vollständige Dunkelheit, welche über der Natur immaterieller Wesen herrscht, nicht gelichtet ist, suchen wir vergebens nach einem Beweis gegen jene Mög-

lichkeit, welcher sicher auf eben diese Natur der immateriellen Seele begründet wäre. Sehen wir uns nach den Thatsachen selbst um, den einzigen Richtern in der vorliegenden Frage, welche die Physiologie als competent betrachten darf!

Enthaupten wir einen Frosch, so beobachtet man darauf eine Menge verschiedenartiger Erscheinungen, von denen wir eine Anzahl zur Kritik brauchbarer auswählen. Meist bleibt das Thier einige Minuten nach der Operation regungslos mit geradausgestreckten Extremitäten liegen. Nach einiger Zeit scheint eine allmälige Erholung aus der Betäubung einzutreten; ohne dass sich irgend eine Einwirkung von Aussen nachweisen lässt, beginnt der Frosch die Schenkel an den Leib anzuziehen, und sich in sitzender Stellung aufzurichten. Streckt man die Schenkel aus, so zieht er sie regelmässig wieder an. Das Anziehen erfolgt auch, wenn man den Frosch schwebend in der Luft hält, und erst bei vollständiger Ermüdung der Muskeln sinken die Extremitäten schlaff herab. Ist die Medulla oblongata mit dem Rückenmark in Verbindung geblieben, so treten complicirtere Bewegungen ein, die Frösche hüpfen nach der Erholung fort, richten sich wieder auf, wenn man sie auf den Rücken legt, schwimmen regelmässig und kraftvoll (Volkmann). Reizt man Rumpf oder Extremitäten des enthaupteten Thieres mechanisch oder mit ätzenden Stoffen (Essigsäure), so treten je nach der Intensität des Reizes, dem Ort der Application, der Reizbarkeit des Individuums sehr verschiedenartige Bewegungen ein, über welche im Allgemeinen Folgendes zu sagen ist. Die Bewegungen haben fast sämmtlich den Anschein der Zweckmässigkeit, insofern sie als die passendsten Mittel zur Abwehr des betreffenden Reizes sich zeigen. Kneipt man die Haut einer Extremität, so zieht der Frosch dieselbe zurück, oder stemmt sie gegen die Pincette, oder hüpft bei erhaltener Medulla oblongata fort. Betupft man eine Hautstelle mit Essigsäure, so reibt er sie mit der nächstliegenden und am leichtesten zur gereizten Stelle zu bringenden Extremität ab. Kneipt man die Kloakengegend, so bedient er sich meist beider Hinterextremitäten, um das Instrument hinwegzustossen u. s. w. Auf gleichen Reiz an gleicher Stelle sehen wir allerdings in der Mehrzahl der Fälle mit grosser Regelmässigkeit dieselbe Bewegung eintreten; allein bei häufiger Wiederholung der Versuche stösst man auf zahlreiche Ausnahmen, nicht allein bei verschiedenen Individuen, sondern auch bei demselben Individuum. So erfolgt das Abreiben der Essigsäure, mit welcher man die Haut einer Hinterextremität betupft hat, meist mit dem Fuss derselben Seite, zuweilen aber auch mit dem der anderen Seite. Kneipen einer Extremität bewirkt bald Einziehen, bald kraftvolles Ausstrecken derselben, oder auch Reiben der geknippenen Hautparthie. Pflueger erzählt folgende merkwürdige Beobachtung. Schnitt er einem männlichen Frosch, während derselbe zur Begattungszeit das Weibchen fest umfasst hielt, das Rückenmark dicht unter dem Hirn durch, so liess derselbe das Weibchen nicht los, und leistete den Versuchen ihn loszureissen, grossen Widerstand. Wurde eine Vorderextremität mit Säure betupft, so liess er diese Extremität los, während die andere das Weibchen

festhielt, putzte mit dem Hinterfusse derselben Seite die Säure weg, und fasste dann das Weibchen wieder mit beiden Armen. Wurde das Weibchen während des Putzens weggerissen, und dem Männchen sodann ein anderer sich bewegender Frosch auf den Rücken gelegt, so griff es nach diesem, zog ihn an sich heran und umschloss ihn mit beiden Armen, während es ruhig blieb, wenn man ihm andere Objecte auf den Rücken legte und bewegte! Aehnlich wie die Frösche verhalten sich enthauptete Erdsalamander und Eidechsen, bei erhaltener Medulla oblongata schreiten sie herum. Enthauptete Aale oder Schlangen kriechen fort, nach Redi[5] sollen enthauptete Schildkröten noch Monate lang herumgekrochen sein; enthauptete Vögel fliegen noch.[6] Volkmann beschreibt auch bei Säugethieren ähnliche theils scheinbar spontane Bewegungen, theils zweckmässige Reactionsbewegungen auf sensible Reize; er sah junge Hunde nach Entfernung des grossen und kleinen Hirns mit den Vorderpfoten gegen seine Hand sich stemmen, wenn er die Ohren knipp, junge Katzen die Halswunde nach der Enthauptung reiben, neugeborne Hunde in ihren unruhigen Bewegungen und Winseln auch nach der Enthirnung fortfahren.

Was ist aus diesen Thatsachen für unsere Frage zu schliessen? Welche Momente sind als Kriterien des vorhandenen oder durch die Enthauptung verloren gegangenen Sensoriums zu benutzen? Jeder, welcher einigermaassen an enthaupteten Fröschen experimentirt hat, wird wissen, wie schwer es ist, sich der Vorstellung eines mit Bewusstsein und nach Planen willkührlich handelnden Thieres zu erwehren. Das Erste, was zu dieser Vorstellung treibt, ist die scheinbar zweifellose Spontaneität einer Menge von Bewegungen nach der Enthauptung. Das Anziehen der Beine und Aufrichten der Frösche, die Schreitbewegungen enthaupteter Salamander, denen man das verlängerte Mark gelassen hat, treten ein, ohne dass sich mit einiger Wahrscheinlichkeit die Einwirkung irgend eines sensiblen Reizes nachweisen lässt, auf welchen die Bewegungen als reflectirte zurückzuführen wären, oder ein directer Reiz auf die blossgelegten motorischen Stränge des Rückenmarks. Sie treten ein, wenn man das enthauptete Thier mit grösster Sorgfalt vor jeder Erschütterung, durch Bedecken mit Glasglocken vor Luftzug oder Verdunstung der Rückenmarksschnittfläche (in welchen Umständen Manche die Reize vermuthet haben), möglichst schützt. Volkmann überzeugte sich, dass das Aufrichten der Frösche auch dann noch erfolgt, wenn man die ganze Haut abgezogen und somit dasjenige Organ entfernt hat, von welchem aus sensible Reize am leichtesten Reflexbewegungen hervorrufen. Pflueger sah diese Bewegungen eintreten, auch wenn Brennen der Muskeln des enthäuteten Frosches keine Reflexbewegung hervorrief. Der Druck, welchen die Unterlage, auf welcher der Frosch liegt, gegen die Schenkel ausübt, kann auch nicht Ursache der Bewegung sein, da dieselbe auch eintritt, wenn man das Thier frei schwebend in der Luft hält. Wäre die Verdunstung der Rückenmarksschnittfläche ein directer Reiz für dessen motorische Fasern, so liesse sich nicht begreifen, warum nur die Beugemuskeln der

Extremitäten, nicht aber alle übrigen Muskeln in Contraction gerathen, warum so eigenthümlich coordinirte Bewegungen, wie das Hüpfen und Fortschreiten der enthaupteten Thiere, zu Stande kommen. VALENTIN's Ansicht, dass das Anziehen der Beine aus einem Uebergewicht der Flexoren über die Extensoren resultire, ist irrig, da bei gleichzeitiger Reizung aller Nerven einer Extremität im *plexus ischiadicus* Streckung erfolgt, also umgekehrt die Extensoren überwiegen. Kurz, es ist trotz vielfacher Vermuthungen und zahlloser Experimente noch nicht der Schatten eines Beweises für die reflectorische oder durch directe äussere Reize bedingte Entstehung der fraglichen Bewegungen, gegen die Betheiligung eines an das Rückenmark gebundenen Empfindungs- und Willensvermögens aufgebracht. Es ist aber ebensowenig letztere erwiesen, die wirkliche Spontaneität jener Bewegungen dargethan; es ist weder ein positives Kriterium für das Vorhandensein des Sensoriums gefunden, noch auf dem negativen Wege der sicheren Ausschliessung aller anderen Möglichkeiten der Beweis geliefert.

Was nun zweitens die auf äussere sensible Reize erfolgenden Bewegungen enthaupteter Thiere betrifft, so hat man zweierlei Umstände zur Entscheidung der Frage verwenden zu können gemeint: die auffallende „Zweckmässigkeit“ der Bewegungen und die Regelmässigkeit oder beziehentlich Unregelmässigkeit, mit welcher bestimmte Reize bestimmte Bewegungen auslösen.

Die Zweckmässigkeit der auf Reize folgenden Bewegungen, welche fast immer auf eine Abwehr der reizenden Eingriffe durch die geeignetsten Mittel berechnet erscheinen, haben schon in älterer Zeit Manchen verführt, ihnen eine Absicht unterzulegen. Sicher wird jeder Laie, welcher einmal die Reactionen eines enthaupteten Frosches gegen Brennen oder Kneipen oder Aetzen sieht, eben aus diesem Moment den Schluss ziehen, „das Thier lebe und wehre sich gegen empfundene Schmerzen“, und wird demnach diese Versuche zu den grausamen zählen. Allein bei näherer Prüfung müssen wir zugestehen, dass die Zweckmässigkeit an sich nichts für oder gegen die Mitwirkung eines Sensoriums bei diesen Reactionen beweisen kann. Es liegt auf der Hand, dass ein reiner Reflexmechanismus, in dessen Thätigkeit keine Seelenaction vermittelnd und bestimmend eingreift, so eingerichtet sein kann, dass wir seine Thätigkeitsäusserungen zweckmässig nennen müssen. Alle Mechanismen des thierischen Körpers sind zweckmässig. Es lässt sich denken, dass jede sensible Faser im Rückenmark in der Weise mit einem bestimmten System motorischer Fasern in mittelbarer Verbindung steht, dass ihre Erregung, auf letztere übertragen, ein bestimmtes zusammengehöriges Muskelsystem in Contraction versetzt, und dieses System dasselbe ist, welches auch der Wille zur Erreichung eines durch Art und Localität des Reizes bestimmten Zweckes auswählen würde. Die mechanische Verbindung solcher Systeme motorischer Fasern würde es dann auch dem Willen sehr erleichtern, vom Hirn aus durch eine einzige Leitfaser ein ganzes zusammengehöriges System zu erregen, wie wir schon oben andeuteten. Andererseits fehlt es auch

nicht an Beobachtungen von Bewegungen, bei welchen sich eine Zweckmässigkeit nicht auffinden lässt, es vielmehr den Anschein hat, als ob ein empfindendes Thier ganz andere Mittel wählen würde; die zweckmässigen Bewegungen aber für bewusste willkührliche zu erklären, die unzweckmässigen ohne Weiteres den Reflexbewegungen beizuzählen, wäre sicher eine unverzeihliche Willkühr. Wenn demnach aus der Zweckmässigkeit der Bewegungen Enthaupteter die gesuchte Entscheidung nicht gewonnen werden kann, so ist dagegen die Prüfung der Gesetzmässigkeit, mit welcher die Bewegungen die Reize beantworten, von ungleich grösserem Gewicht. Denken wir uns einen Reflexmechanismus in der eben genannten Art, bestehend aus einer anatomischen Verkettung der einzelnen sensibeln Fasern mit gewissen Gruppen motorischer Fasern, so ist mit absoluter Bestimmtheit vorauszusetzen, dass ein solcher Mechanismus auf gleichen Reiz und unter sonst gleichen Umständen immer in gleicher Weise mit unabänderlicher Nothwendigkeit antworten muss, ebenso wie in einer Dampfmaschine ein Niedergang des Kolbens in Folge der gegebenen Verbindung aller Maschinentheile unabänderlich dieselben Bewegungen der übrigen Glieder auslöst, so lange deren Zusammenhang und Beschaffenheit nicht verändert ist. Lässt sich beweisen, dass enthauptete Thiere auf denselben Reiz und ohne dass irgend ein anderes die Thätigkeit der Nerven oder des Rückenmarks bestimmendes Moment geändert ist, verschiedene Bewegungen ausführen, oder noch besser, lässt sich beweisen, dass sie ihre Bewegungen auf einen bestimmten Reiz so den veränderten äusseren Verhältnissen accommodiren, wie es die Erreichung eines bestimmten Zweckes erheischt, so sehen wir keine Möglichkeit mehr, die Annahme einer unbeseelten Maschine als Urheberin der Bewegungen aufrecht zu halten. Es fragt sich, ob dieser Beweis oder der Gegenbeweis zu führen ist. In der That zeigen die Bewegungen Enthaupteter eine grosse Gesetzmässigkeit, die Bewegungen, welche verschiedene Thiere oder dasselbe Individuum zu verschiedenen Zeiten auf einen bestimmten Reiz ausführen, zeigen überraschende Uebereinstimmung. Wir wollen nicht erörtern, ob die Nichtbetheiligung des Sensoriums erwiesen wäre, wenn diese Uebereinstimmung wirklich eine ausnahmslose wäre; es dünkt uns dies sehr fraglich, da wir uns mit Pflueger dahin erklären müssen, dass auch das Leben des Bewusstseins nicht ausserhalb des Gesetzes stehe. Weit wichtiger ist der Nachweis, dass jene Gesetzmässigkeit keine unbedingte, ausnahmslose ist, so viele Mühe sich die Mehrzahl der Experimentatoren, insbesondere Kuerschner, gegeben haben, das Gegentheil darzuthun. Erstens ist hier in Betracht zu ziehen, dass man eine sehr verschiedene Art der Reaction auf verschiedene Arten der Reize beobachtet, und dass jede Art in der Regel zweckmässig in Bezug auf den gegebenen Reiz ist. Kneipen wir eine bestimmte Stelle des Oberschenkels eines enthaupteten Frosches, so wird er entweder die Pfote stark anziehen, gleichsam unter dem Leib verstecken, oder gewaltsam strecken, wie um das Instrument fortzustossen, oder bei erhaltenem verlängerten Mark wird er gar fort-

hüpfen. Betupfen wir dagegen dieselbe Stelle in derselben Ausdehnung mit Essigsäure, so wird keine der genannten Bewegungen eintreten, sondern eine himmelweit verschiedene; das Thier wischt durch Hin- und Herreiben mit der einen oder der anderen Pfote die reizende Säure ab. Ueber diese Differenz ist man entweder stillschweigend hinweggegangen, oder man hat sich leicht darüber hinweggeholfen, indem man eine verschiedene Reaction des Reflexmechanismus auf verschiedene äussere Ansprache als selbstverständlich statuirte. Dazu fehlt aber unseres Erachtens jede Berechtigung. Ist das Spiel der Bewegungen lediglich durch die Construction eines Mechanismus bedingt, so muss man erwarten, dass das Spiel genau in derselben Weise ablaufe, mögen wir den Anstoss durch Kneipen oder Essigsäure geben, da unseres Wissens beide Reize denselben physischen Vorgang in der centripetalleitenden Nervenfaser erzeugen. Die Glieder der Dampfmaschine werden sicher in ganz gleicher Weise arbeiten, mag der Dampf den Kolben treiben oder Menschenhände ihn auf- und niederziehen. Setzen wir aber selbst voraus, dass mechanische und chemische Reize zwei verschiedene Arten der Nervenerregung erzeugen und mithin der Anstoss auf den Reflexmechanismus in beiden Fällen verschieden wäre, so ist doch immer nicht einzusehen, wie diese Verschiedenheit des Anstosses die Contraction und Combination ganz verschiedener Muskeln bedingen kann, in dem einen Falle das Strecken des gereizten Schenkels, in dem anderen Flexion und Hin- und Herbewegung des anderen Schenkels. Man durfte doch höchstens eine Modification des Spieles derselben Muskeln erwarten. Der Mechanismus kann nur in irgendwelcher Verknüpfung bestimmter sensibler und bestimmter motorischer Fasern gesucht, und diese Verknüpfung als constantes Structurverhältniss betrachtet werden; unmöglich aber können wir annehmen, dass die durch Essigsäure erzeugte Erregung eine Verknüpfung der sensiblen Faser mit anderen motorischen Fasersystemen erst zu Stande bringe, als die, welche die Ercheinungen auf mechanische Reize erklärt. Oder sollen wir annehmen, jede sensible Faser sei mit verschiedenen Bewegungssystemen in Zusammenhang, und die Art des Reizes und der von ihm abhängigen Erregung bedinge die Thätigkeit bald dieses, bald jenes Systemes? Wenn nun schon die Verschiedenheit der Reaction auf verschiedene Reize schwer mit dem Begriff eines Reflexmechanismus in Einklang zu bringen sein dürfte, so gilt dies noch weit mehr von den Differenzen, welche sich bei Anwendung eines und desselben Reizes zeigen. Wir reden nicht davon, dass die Erscheinungen bei Thieren verschiedener Klassen und Gattungen sich anders gestalten, selbst nicht davon, dass verschiedene Individuen derselben Gattungen abweichendes Verhalten zeigen, da sehr leicht eine verschiedene Construction des Mechanismus als Ursache dieser Verschiedenheiten denkbar ist. Allein Jeder, welcher einige Erfahrung in solchen Experimenten hat, wird beobachtet haben, dass derselbe Frosch nach der Enthauptung auf denselben Reiz nicht immer genau dieselbe Bewegung ausführt, insbesondere dann nicht, wenn mehrere Bewegungsarten zu Erreichung desselben Zweckes dienlich

erscheinen. Man betupfe in gewissen Zwischenräumen eine bestimmte Stelle des Oberschenkels mit Essigsäure, suche alle Umstände ganz gleich zu erhalten, und man wird nicht selten beobachten, dass das Thier bald diese, bald jene Manipulation zum Abwischen ausführt, bald den einen, bald den anderen Schenkel nimmt. Und wenn unter hundert Fällen nur eine einzige Ausnahme vorkäme, so hätte sie dasselbe Gewicht wie eine grosse Zahl. Wie will man ohne Zwang diesen Wechsel mit der mechanischen Arbeit einer Maschine vereinigen? Zuweilen bleibt die Reaction ganz aus. Mit welchem Recht schiebt man dieses Ausbleiben einer gänzlich unbekannten Verschiedenheit des Reizes oder der Reizbarkeit in dem einen Ausnahmsfalle zu, anstatt es auf Rechnung des Willens zu schreiben? Aetzen wir mit Säure die rechte Bauchseite des Frosches, so nimmt er allerdings ausnahmslos die rechte Hinterextremität zum Abwischen. Ist diese constante Gesetzmässigkeit ein Beweis für die Thätigkeit eines Mechanismus, oder wird nicht auch der Wille in diesem Falle ausnahmslos dasselbe Mittel wählen, weil ihm kein anderes zu Gebote steht? Ein ungleich grösseres Gewicht erlangen die Abweichungen von der Regel, wenn denselben eine zweckmässige Accommodation nach abgeänderten äusseren Verhältnissen zu Grunde liegt. Den Beweis für diese Accommodation hat Pflueger durch ausserordentlich interessante Experimente zu führen gesucht, deren wichtigstes folgendes ist. Er überzeugte sich, dass ein enthaupteter Frosch, wenn man den einen Schenkel dicht über dem *condylus internus femoris* mit Essigsäure betupft, constant den gereizten Schenkel beugt, und mit der Dorsalfläche des Fusses desselben durch abwechselnde Abduction und Adduction die Säure abwischt. Schnitt Pflueger nun den Fuss dieses Schenkels ab, so dass das Abwischen nicht mehr möglich war, und betupfte dann dieselbe Stelle mit Essigsäure, so beugte das enthauptete Thier den Schenkel („an welchem es vermöge der excentrischen Perception den Fuss erhalten glaubte"), wie vorher; bald aber gab es diese Bewegungen auf, wurde unruhig („als suche es nach einem neuen Mittel"), und nahm endlich den nicht gereizten Schenkel zu Hülfe, indem es ihn so beugte, dass es mit dessen Fusssohle die Säure wegputzte, oder es beugte den gereizten Schenkel so stark, dass es ihn an der Seitenfläche des Rumpfes abwischen konnte. Pflueger modificirte den Versuch auf mehrfache Weise und kam immer zu analogen Ergebnissen; es trat immer trotz gleichen Reizes und unversehrten Leitungswegen für denselben, trotz Fortbestehens aller Bedingungen für die Thätigkeit eines Reflexmechanismus eine solche Accommodation der Bewegungen ein, dass dieselben für die veränderten Verhältnisse zweckmässig wurden.[7] Was zunächst die Thatsache selbst betrifft, so ist dieselbe leicht zu constatiren, auch Pflueger's Gegner, Wagner und Lotze, haben zugeben müssen, dass Aenderungen der Bewegungen in der von Pflueger beschriebenen Art eintreten; ebenso habe ich an einer grossen Zahl von Fröschen jenes Grundexperiment wiederholt, und wenn auch nicht immer, so doch sehr oft, den genannten Erfolg beobachtet. Ich wiederhole, dass meines Erachtens ein einziges derartiges positives

Resultat mehr beweist, als hundert negative, dass es bei der Auslegung dieser Experimente gar nicht in Betracht kommt, wenn „sehr häufig die Rückenmarksseele in einer fortgesetzten Selbsttäuschung begriffen ist," d. h. das decapitirte Thier auch nach Amputation Bewegungen mit dem verstümmelten Gliede ausführt, welche den Zweck des Abputzens der Säure nicht erreichen. PFLUEGER selbst folgert aus seinen Versuchen mit grösster Bestimmtheit, dass die Accommodation der Bewegungen unmöglich aus der Thätigkeit eines Reflexmechanismus zu erklären sei, sondern die Gegenwart eines an das Rückenmark gebundenen Sensoriums die Reaction einer Seele auf bewusste Empfindungen auch bei enthaupteten Thieren beweise. Er gründet diesen Schluss auf die Annahme, dass ein Mechanismus auf gleiche Ursachen immer in gleicher Weise reagiren muss, so lange an ihm selbst nichts geändert ist, dass er daher in keinem Falle seine Thätigkeit nach wechselnden äusseren, ihn selbst nicht tangirenden Umständen in der Weise accommodiren könne, wie es die Erreichung bestimmter Zwecke erheischt. Diese Voraussetzung PELUEGER's dünkt uns unantastbar, der von ihm gezogene Schluss aber nur dann angreifbar, und jene accommodirten Bewegungen aus einem Reflexmechanismus erklärbar, wenn sich nachweissen liesse, dass mit dem Amputiren des gereizten Schenkels oder irgend einer anderen Aenderung äusserer Verhältnisse, auf welche eine Accommodation der Bewegungen erfolgt, an dem Mechanismus selbst etwas geändert würde. Dies ist aber weder erwiesen, noch lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit eine solche Aenderung vermuthen. Kein Gegner PFLUEGER's hat diesen Anforderungen Genüge geleistet, keiner hat etwas Haltbares an die Stelle der PFLUEGER'schen Schlussfolgerung setzen können. R. WAGNER[8] erklärt einfach jene accommodirten Bewegungen für gewöhnliche Reflexe, welche je nach dem Grade der Reizbarkeit und der Intensität des Reizes bald auf der Seite des Reizes bleiben, bald auf die andere Seite überspringen. Diese Erklärung, so nackt hingestellt, kann nicht befriedigen; sie lässt sich schlagen durch PFLUEGER's in einer anderen Versuchsreihe gewonnene Erfahrung, dass die zweckmässige Accommodation der Bewegungen ausbleibt, wenn man die Thiere vor der Enthauptung narkotisirt, und dadurch Empfindung und Willen eliminirt. PFLUEGER fand bei narkotisirten Thieren eine ausnahmslose Regelmässigkeit der auf Reize eintretenden Bewegungen, diese Bewegungen aber in vieler Beziehung verschieden von den bei nicht narkotisirten Thieren nach der Enthauptung sich zeigenden.[9] LOTZE,[10] welcher PFLUEGER's Arbeit einer sehr ausführlichen Kritik, jedoch ohne Experimentalprüfung, unterworfen hat, giebt zu, dass „an geköpften Thieren viele Bewegungen vorkommen, welche sich der herrschenden Reflextheorie gar nicht oder nur mit der grössten Unwahrscheinlichkeit unterordnen lassen," allein ausgehend von dem Axiom der Untheilbarkeit der Seele, sucht er doch jede Mitwirkung einer im Rückenmark fortlebenden Intelligenz bei diesen accommodirten Bewegungen in folgender Weise wegzudisputiren. Er gesteht den fraglichen Bewegungen zu, dass sie ihren Ursprung in der Intelligenz finden,

aber nicht in einer fortlebenden, sondern in einer solchen, „die nur in ihren Nachwirkungen noch vorhanden ist.“ Der Mechanismus sei unter dem Einfluss des Seelenlebens im unversehrten Thiere geübt, und gewöhnt, seine Thätigkeit zu accommodiren, auf Reize auch solche Bewegungen zu produciren, welche durch blosse Verhältnisse der Structur und Function an den betreffenden Reiz sich nicht knüpfen würden; er könne daher in diesem Sinne auch fortwirken, ohne einer gegenwärtigen Mithülfe der Intelligenz stets von Neuem zu bedürfen. Diese Erklärung ist strenggenommen nichts als eine nach psychologischen Principien modellirte Umschreibung der Pflueger'schen; Lotze kann die Intelligenz als Autorin der accommodirten Bewegungen nicht wegläugnen, und rettet die Untheilbarkeit der Intelligenz durch die Annahme von Nachwirkungen derselben, von welchen ich mir keine Vorstellung machen kann. Wen diese Hypothese befriedigt, wer sich einen Begriff von einem Mechanismus machen kann, welchen die Intelligenz so einübt, dass er auch ohne sie „vom Gewinne der Intelligenz gewissermaassen gesättigt“ fortfahren kann, seine Thätigkeit nach äusseren Umständen, die er nicht mehr einsehen kann, zu accommodiren, mit dem mögen wir nicht rechten. Ueber die Berechtigung solcher Anschauungen steht der Physiologie kein Urtheil zu. Aehnlich wie Lotze ist es Auerbach[11] ergangen, welcher auf gleiche Vordersätze fussend, mit der Bezeichnung jener accommodirten Bewegungen als Aeusserungen eines „Instinctes“ die gefährliche Klippe umschifft und eine Erklärung des Räthsels gegeben zu haben meint.

Nach allen diesen Thatsachen stehen wir nicht an, bestimmt zu behaupten, dass die Enthauptung oder Enthirnung als sicheres Mittel, Empfindung und Willenseinfluss zu eliminiren, durchaus nicht erwiesen ist. Die physiologischen Thatsachen berechtigen uns weder das Vorkommen spontaner Bewegungen bei Enthaupteten abzuläugnen, noch alle auf sensible Reize eintretenden Bewegungen Enthaupteter unbedingt als Reflexbewegungen zu betrachten. Wenn wir diese mangelnde Berechtigung sattsam im Vorstehenden erwiesen glauben, so fragt sich andererseits, ist mit gleicher Bestimmtheit das Gegentheil zu behaupten, dass gewisse Bewegungen Enthaupteter spontane, oder willkührliche Reactionen auf bewusste Empfindungen sind, dass mithin auch das Rückenmark sensorische Functionen hat? Unseres Erachtens kann vom rein physiologischen Standpunkte aus kaum eine andere Antwort als eine bejahende gegeben werden. Wenigstens muss die Annahme von sensorischen Functionen des Rückenmarks als eine Hypothese bezeichnet werden, welche ungezwungener und wahrscheinlicher alle Beobachtungen an enthaupteten Thieren erklärt, als die entgegengesetzte Theorie, nach welcher das Rückenmark ein Mechanismus ist, der mit der Seele in gar keinem directen Verkehr steht. Ob diese physiologische Hypothese in Einklang oder Widerspruch mit den herrschenden Schulbegriffen der Psychologie steht, darf, wir wiederholen es, nicht maassgebend für uns bei der Beurtheilung ihres Werthes sein.

Nachdem wir somit die Mittel betrachtet haben, welche uns zur Ausschliessung von Empfindung und Willen bei dem Studium der Reflexbewegungen zu Gebote stehen, wenden wir uns zur Charakteristik dieser Bewegungen selbst. Freilich ist mancher Erfahrungssatz über dieselben auf die Beobachtungen an enthaupteten Thieren gebaut, unterliegt daher denselben Zweifeln, welche so eben erörtert wurden. Es dürfte eine vorläufig kaum zu lösende Aufgabe sein, reine Reflexbewegungen und willkührliche bei enthaupteten Thieren vollkommen scharf zu sondern; es giebt kein einfaches objectives Merkmal, nach welchem wir die Gränzlinie ziehen könnten. Selbst gegen die unbedingte Sicherheit der Narkose als Mittel zur Elimination des Sensoriums lassen sich insofern Bedenken erheben, als Empfindung und Wollen nach Beobachtungen an Menschen erst bei bestimmter Intensität der narkotischen Vergiftung vollkommen aufgehoben werden. Diese Zweifel sind bei den folgenden Sätzen zu berücksichtigen.

Obenan steht der streng erwiesene Satz, dass die Uebertragung der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern lediglich unter Vermittlung eines Centralorganes, des Gehirns oder Rückenmarks (oder der Ganglien) zu Stande kommt. Der Beweis für diesen Satz ist leicht zu führen. Reizung irgend welcher sensibler Nerven führt keine Reflexbewegung mehr herbei, sobald wir den Theil des Rückenmarks, in welchen sie durch die hinteren Wurzeln eintreten, zerstören, oder die entsprechenden hinteren Wurzeln durchschneiden. Es tritt keine Reflexbewegung ein, wenn wir den peripherischen Stumpf der durchschnittenen Wurzel reizen, regelmässig zeigen sie sich auf Ansprache des centralen Stumpfes. Es ist für das Zustandekommen der Reflexbewegungen nicht die vollständige Integrität der Centralorgane erforderlich. Nicht allein, dass wir Hirn und Rückenmark von einander trennen, und dann an jedem für sich reflectorische Erscheinungen hervorrufen können, sondern wir können in der Zerspaltung des Rückenmarks selbst bis zu bestimmten Gränzen gehen, ohne die reflectorische Uebertragung in den einzelnen Abschnitten aufzuheben. Theilen wir das Rückenmark des enthaupteten Frosches in der Höhe des letzten Brustwirbels quer durch, so führt sowohl Reizung der Vorder- als der Hinterextremitäten zu Reflexbewegungen, die reflectorische Thätigkeit ist also in jeder der beiden Rückenmarkshälften erhalten. Den Schwanz einer Eidechse oder einen Aal können wir in eine grosse Anzahl von Stücken zertheilen, von denen jedes vermöge des in ihm befindlichen Rückenmarks separate Reflexphänomene zeigt. Ja es genügt zur Erzeugung von Reflexbewegungen ein Rückenmarkssegment, in welches eine einzige sensible Wurzel eintritt und eine motorische austritt, sobald der Schnitt oberhalb und unterhalb dieser Wurzeln nicht so geführt ist, dass deren Fäden auf ihrem Querwege durch das Rückenmark durchschnitten sind. Es wird ferner die Erzeugung von Reflexen durch gänzliche Trennung der beiden Seitenhälften des Markes von einander nicht aufgehoben. Spalten wir das Rückenmark der Länge nach von der hinteren Spalte aus in seine zwei Hälften, so treten auf Reizung

linker Körpertheile noch linksseitige, auf Reizung rechter Körpertheile noch rechtsseitige Reflexbewegungen ein.

Was die Beschaffenheit der Bewegungen selbst betrifft, so ist zuerst zu bemerken, dass auch der beschränkteste sensible Reiz, durch welchen nur eine oder wenige sensible Fasern in Erregungszustand versetzt werden, nie nur eine einzige motorische Faser, sondern stets eine beträchtliche Anzahl derselben secundär erregt. Die Uebertragung der Erregung verbreitet sich stets über grössere Gruppen von Bewegungsnerven. Es ist ferner hervorzuheben, dass diese Gruppen motorischer Fasern unter allen Umständen physiologisch zusammengehörige sind, erstens insofern, als stets alle zu einem bestimmten Muskel gehenden Fasern gleichzeitig erregt werden, so dass nie eine partielle Zuckung eines Muskels als Reflexbewegung betrachtet wird, zweitens aber auch insofern, als die regelmässig sich zeigende Reflexthätigkeit mehrerer Muskeln stets solche Muskeln betrifft, welche überhaupt functionell coordinirt sind, deren combinirte Thätigkeit gewisse physiologische Effecte hervorbringt. Nicht allein combiniren sich z. B. die Strecker oder die Beuger eines Gliedes, sondern es antworten auf sensible Reize auch complicirtere Muskelsysteme, wie die Exspirationsmuskeln. Reizung einer einzigen sensibeln Faser des Kehlkopfes oder der Nasenschleimhaut bedingt Husten oder Niesen, löst also eine Erregung in der Unzahl motorischer Fasern aus, welche die Exspirationsmuskeln versorgen; dieses Beispiel ist um so schlagender, als Husten und Niesen unzweifelhaft reine Reflexbewegungen sind, trotzdem, dass der sensible Reiz ausser der Reflexbewegung auch eine bewusste Empfindung, Kitzel oder Schmerz hervorruft. Es lehrt dieses Beispiel zugleich am besten, dass aus der Zweckmässigkeit einer Reflexbewegung an sich nicht ein Schatten eines Beweises für die Betheiligung des Sensoriums, für die willkührliche Wahl der Reactionsmittel gegen den Reiz abzuleiten ist.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Reflexbewegungen ist die, dass sie nicht in anhaltenden, stetigen Muskelcontractionen bestehen, selbst dann nicht, wenn der Reiz ein anhaltender ist, wodurch sie sich von den willkührlichen und namentlich von den directen Reizbewegungen unterscheiden. Es tritt entweder nur eine kurze einmalige Zuckung ein, oder eine Reihe wiederholter kurzer Zuckungen. Ein solches Spiel der Muskeln, welches, wie Volkmann richtig bemerkt, nur durch ein Spiel der betreffenden Antagonisten möglich ist, setzt nicht nothwendig einen anhaltenden Reiz voraus. Es tritt zwar bei der anhaltenden Erregung, welche auf die Haut gebrachte Säure bewirkt, ein, aber z. B. auch nach einmaligem starken Kneipen der Haut, so dass also die Reflexbewegung unter Umständen den Reiz beträchtlich überdauern kann. Diese Umstände scheinen mehr in der Art und Intensität des Reizes, als in seiner zeitlichen Dauer zu liegen. Die Intensität der Reflexzuckungen ist im Allgemeinen der Intensität des Reizes direct proportional. Ein dritter Einfluss, welchen die Stärke des Reizes ausübt, ist der auf die Zahl der reflectorisch in Thätigkeit gesetzten Muskeln;

man drückt dieses Abhängigkeitsverhältniss so aus, dass mit der wachsenden Intensität der sensibeln Erregung die reflectirte motorische Erregung weiter und weiter irradiirt. Eine schärfere Fassung dieses Ausdruckes hoffen wir bei der folgenden Theorie der fraglichen Phänomene zu gewinnen. Der Umfang der Reflexaction hängt aber ausser von der Reizintensität von der sehr verschiedenen, durch gewisse Mittel zu vergrössernden Erregbarkeit des Mechanismus ab.

Es kommt nun darauf an, für die verschiedenen Applicationsstellen der sensibeln Reize die correspondirenden Reflexgebiete und den Modus der Reflexbewegung aufzusuchen, in der Aussicht, dass diese Untersuchung zur Feststellung bestimmter Gesetze führt. Trotz massenhafter Beobachtungen ist hierfür wenig geschehen; die meisten begnügten sich mit den Wahrnehmungen, dass in der Regel die nächstliegenden Muskeln antworten, z. B. die Muskeln der Hinterextremitäten, wenn deren Haut gereizt wird, dass der Reflex häufig irradiire, bald auf die Seite des Reizes beschränkt bleibe, bald auf die andere überspringe, oder auf beiden zugleich sich zeige. Pflueger gebührt das Verdienst, zuerst die Aufstellung exacter Reflexgesetze versucht zu haben, und zwar hat er dieselben aus einer sorgfältigen Zergliederung pathologischer Beobachtungen an Menschen gewonnen, bei welchen allein eine sichere Controlle über eine vorhandene oder fehlende Intervention des Willens möglich ist. Die Pflueger'schen Gesetze sind kurz folgende. 1) Das Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe. Wenn auf Reizung eines Empfindungsnerven Reflexbewegung auf nur einer Körperhälfte folgt, so findet dieselbe ohne Ausnahme und unter allen Umständen auf derjenigen Körperhälfte statt, welcher der gereizte Empfindungsnerv angehört. Dieses Gesetz ist ohnzweifelhaft richtig, und auch schon früher, z. B. von J. Mueller, wenigstens als Regel anerkannt worden. 2) Das Gesetz der Reflexionssymmetrie. Wenn ein sensibler Reiz einseitige Reflexe ausgelöst hat, sodann aber durch Weiterschreiten des Uebertragungsvorganges im Rückenmark auch motorische Nerven der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte erregt, so werden auf dieser Seite stets nur solche Motoren innervirt, welche auch bereits auf der primär afficirten Hälfte erregt sind; es brauchen aber nicht alle auf letzterer erregten Nerven auch auf der anderen in Thätigkeit versetzt zu werden. 3) Das ungleich intensive Auftreten des Reflexes auf beiden Körperseiten bei doppelseitigen Reflexen. Bringt eine sensible Erregung doppelseitige Reflexe hervor, und zwar intensiver auf der einen als auf der anderen Seite, so befinden sich die stärker am Reflex betheiligten Muskeln allemal auf der Seite der gereizten Empfindungsfaser. 4) Das Gesetz der „intersensitiv-motorischen Bewegung" und der Reflexirradiation. Unter ersterer versteht Pflueger den Weg, welchen die Erregung von den sensitiven nach den motorischen Fasern im Centralorgan einschlägt, unter letzterer das Weiterschreiten des Reflexes von den Nerven, in welchen er sich zuerst localisirt hatte, auf benachbarte. Wenn die Erregung eines sensibeln Hirnnerven auf motorische Nerven übertragen wird, so sehen wir, dass die Wurzeln beider Nerven

auf nahezu gleichem Niveau am Centralorgan gelegen sind, oder der motorische Nerv weiter nach hinten, nie weiter nach vorn als die sensible Wurzel liegt. Strahlt von hier aus der Reflex weiter, so geht der Weg der Irradiation stets vom primären Reflexniveau nach hinten in der Richtung zur Medulla oblongata zu. Reizung des Opticus z. B. erzeugt Contraction der Iris, d. i. also Reflex vom Opticus auf den Oculomotorius, intersensitiv-motorische Bewegung von vorn nach hinten. Im Rückenmark liegt ebenfalls der primär afficirte Bewegungsnerv auf mehr weniger gleichem Niveau mit der Wurzel der erregten Empfindungsfaser. Strahlt von hier aus der Reflex weiter aus, so nimmt er seinen Weg nach über dem Reflexniveau liegenden Motoren, also ebenfalls nach der Medulla oblongata zu, nie nach unterhalb gelegenen. Reizung eines Hautnerven der Finger löst zunächst Reflexe im *plexus brachialis* aus, bei eintretender Irradiation wird der *plexus cervicalis*, der *accessorius*, *vagus* etc., nicht aber die *nervi dorsales* oder *lumbales* ergriffen. Erst wenn die Erregung in der Medulla oblongata angekommen ist, kann von hier aus die Irradiation wieder nach abwärts bis zum *plexus ischiadicus* schreiten. 5) Das Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexionen. Die Reflexe, welche die Erregung einer sensibeln Faser auslösen, können absolut nur an drei Stellen des Körpers auftreten, mögen sie einseitig oder doppelseitig sein. *a*) Der Reflex erscheint in denjenigen Motoren, welche mit den gereizten Empfindungsfasern auf mehr weniger gleichem Niveau liegen. *b*) Tritt der Reflex in Motoren auf, welche entfernt von dem Niveau der Empfindungsfaser liegen, so sind diese Motoren stets solche, welche in der Medulla oblongata entspringen. Pflueger erinnert an den Trismus nach Wunden beliebiger Hautstellen, die hysterischen Lach- und Weinkrämpfe etc. *c*) Der Reflex erscheint in sämmtlichen Muskeln des Körpers. Wir haben keinen Raum, die pathologischen Fälle, auf welche Pflueger die aufgeführten Gesetze basirt, wiederzugeben, bemerken daher nur, dass dieselben im vollkommenen Einklang mit den Gesetzen stehen. Beobachtungen, welche in Widerspruch mit denselben ständen, haben wir bis jetzt wenigstens noch nicht auffinden können.[1] [2]

Von grossem Einfluss auf die Reflexbewegungen ist die Applicationsstelle des Reizes erstens insofern, als es nicht gleichgültig ist, ob das peripherische Ende oder der Stamm eines sensibeln Nerven erregt wird, zweitens insofern, als nicht alle sensibeln Nerven mit gleicher Leichtigkeit und in gleichem Grade ihre Erregung auf Motoren übertragen. Die Reflexbewegungen kommen ungleich leichter zu Stande, wenn wir den Reiz auf das peripherische Ende, als wenn wir ihn auf den Stamm appliciren. Von den Enden der sensibeln Nerven in der Haut oder der Schleimhäute aus erregen schon schwache Reize intensive Reflexe, während die Stämme oder die Wurzeln derselben Nerven selbst auf intensive Reize nur schwache oder auch gar keine Reflexbewegungen vermitteln. Woher dieser Unterschied rührt, ist nicht ganz sicher zu beantworten. Wir wissen zwar, dass an den peripherischen Enden aller Sinnesnerven eigenthümliche Apparate vorhanden sind, welche sie zur

Erregung für besondere Reize geeignet machen, wir wissen, dass Druck und Kälte, auf die Enden der Tastnerven wirkend, andere Empfindungen, daher eine andere Erregungsqualität im Nerven erzeugen, als wenn sie auf die Stämme wirken; allein wir wissen auch, dass Kneipen oder Aetzen von den Enden wie von den Stämmen aus dieselbe Gefühlsqualität, Schmerz, erzeugt, daher eine Differenz des Erregungszustandes als Ursache des leichteren Eintrittes von Reflexen bei Reizung der Enden füglich nicht betrachtet werden darf. Andererseits sehen wir aber im Gegentheil, dass es wesentlich von dem Modus des Erregungszustandes der Tastnerven abhängt, ob Reflexe zu Stande kommen oder nicht. Fester Druck oder Kälte bei Menschen auf die Haut der Achselhöhle oder Fusssohle applicirt, führt nicht zu Reflexbewegungen, wohl aber die leise Berührung, welche die specifische Empfindung des Kitzels hervorbringt. Dass die sensibeln Nerven verschiedener Körpertheile in sehr ungleichem Grade geneigt sind, ihre Erregung auf Motoren zu übertragen, lehrt ebenfalls die tägliche Erfahrung. Hand- und Fusssohle, Achselhöhle, Lippenhaut, die Schleimhaut der Nase und des Kehlkopfes, die Bindehaut des Auges zeichnen sich besonders aus durch die Leichtigkeit, mit welcher von ihnen aus Reize Reflexbewegungen vermitteln; bei Thieren, und besonders bei den vielgeprüften Fröschen, sind weniger auffallende Verschiedenheiten der verschiedenen Hautstellen in dieser Beziehung beobachtet. Im Allgemeinen sind es überhaupt die Haut- und Schleimhautnerven, welche alle anderen Gefühlsnerven an Geneigtheit zur Uebertragung der Erregung übertreffen. Wir schliessen z. B. aus den Muskelschmerzen und Muskelsinnesempfindungen, dass auch in diesen Organen sensible Nerven sich verbreiten, aber weder Kneipen, noch Aetzen, noch Brennen der Muskelsubstanz ruft Reflexbewegungen hervor.

Gewisse Einflüsse sind im Stande den Eintritt der Reflexbewegungen zu erschweren oder sogar zu verhindern, während andere ihn begünstigen. Die räthselhafteste Thatsache ist, dass zu ersteren der vom Hirn ausgehende Willenseinfluss zählt. Jeder weiss, dass wir Husten auf Reiz der Kehlkopfschleimhaut, Niesen auf Reizung der Nasenschleimhaut, die Armbewegung bei Kitzel in der Achselhöhle etc. durch eine energische Willensanstrengung eine Weile zurückhalten oder selbst gänzlich unterdrücken können, dass wir im Schlafe oder träumerischen Zustande zu Reflexbewegungen weit geneigter sind. Ebenso lehren Versuche an Thieren, dass nach der Enthauptung alle durch das Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen weit leichter und intensiver eintreten, als bei unversehrter Verbindung des Hirns mit dem Rückenmark. Eine Erklärung dieser Thatsache, ein Nachweis der Art der Einwirkung des Willens auf den Reflexmechanismus ist vorläufig unmöglich. Wir haben von der Willenskraft selbst keine physiologische Kenntniss, aus ihren physischen Thätigkeitsäusserungen haben wir sie bisher nur als Erreger motorischer Nerven kennen gelernt, und jetzt tritt sie uns in der entgegengesetzten Function, die reflectorische Erregung der motorischen Nerven verhindernd, entgegen. Nur Folgendes

lässt sich vermuthungsweise aussprechen. Der hemmende Einfluss des Willens ist jedenfalls ein mittelbarer; wir müssen annehmen, dass der Wille direct erregend auf die vom Hirn aus in den Vorder- und Seitensträngen des Markes zu den Ursprungszellen der motorischen Wurzeln, welche zugleich die Heerde der Reflexion sind, gehenden Leitungsfasern wirkt, und dass es dieser Erregungszustand der Leitungsfasern ist, welcher unter unbekannten Bedingungen den Uebergang der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern beeinträchtigen oder hindern kann. Ob der vom Willen erzeugte Erregungszustand ein specifischer oder derselbe ist, durch welchen er die peripherischen Bewegungsnerven erregt, ist nicht zu beantworten. Dafür aber, dass es wirklich ein vom Willen erzeugter Erregungszustand ist, welcher hemmend in die Action des Reflexmechanismus eingreift, sprechen gewichtige und zweifellos festgestellte Analogien. Wir sehen auch anderwärts den centrifugalen Erregungszustand von Nervenfasern, deren peripherische Endverbreitung in Muskeln stattfindet, die Contraction dieser Muskeln sistiren. Wir werden unten erörtern, dass nach Ed. Weber's Entdeckung Erregung der *nervi vagi* die Contraction der Herzmuskeln aufhebt, das Herz in der Diastole zum Stillstand bringt, dass nach Pflueger's neuester Entdeckung in ähnlicher Weise Erregung des *nervus splanchnicus* die peristaltischen Bewegungen der Därme zum Stehen bringt. Letztere Analogie ist um so schlagender, als diese peristaltischen Bewegungen jedenfalls auch zu den Reflexbewegungen gehören. Ebenso wie es nun wahrscheinlich ist, dass die Erregung des Vagus nicht direct lähmend auf die Muskelfasern des Herzens wirkt, sondern diesen Einfluss mittelbar durch eine Einwirkung auf die Ganglienapparate des Herzens, von welchen der motorische Einfluss ausgeht, ausübt, ebenso ist es wahrscheinlich, dass die vom Hirn aus durch den Willen erzeugte Erregung dadurch die Reflexbewegung sistirt, dass sie auf die Ganglienzellen der vorderen grauen Substanz, durch welche die reflectorisch übertragene Erregung hindurch muss, in irgend welcher Weise einwirkt. Bildlich könnten wir uns etwa vorstellen, dass der vom Hirn aus in einer solchen Zelle ankommende Strom und der gleichzeitig, aber aus anderer Richtung (von den sensibeln Fasern) in derselben Zelle ankommende Strom sich gegenseitig so vernichten, dass keiner in den von der Zelle zu den Muskeln ausgehenden Leitungsweg, die motorische Faser, eindringen kann. Doch bemerken wir ausdrücklich, dass dies nur ein Bild, keine Erklärung sein soll.

Zu den die Reflexbewegungen begünstigenden Einflüssen gehört, abgesehen von der durch Ernährungsverhältnisse erhöhten Erregbarkeit des Nervensystems überhaupt, die Einwirkung gewisser Stoffe, insbesondere des Strychnins und Opiums auf das Rückenmark. Werden diese Stoffe in den Kreislauf gebracht und mit dem Blute dem Rückenmark zugeführt, so erhöhen sie durch eine noch völlig unbekannte Einwirkung auf dasselbe die Erregbarkeit des Reflexmechanismus in solchem Grade, dass die schwächsten Reize die intensivsten Bewegungen auslösen, und zwar gerathen nicht nur diejenigen Muskeln in reflectorische

Contraction, welche bei nicht vergifteten Thieren den gleichen Reiz beantworten, sondern die Reflexerregung irradiirt auf eine weit grössere Anzahl von Muskeln, ja bei gewissen Graden der Intoxication gerathen auf leise, beschränkte Reize alle vom Rückenmark versorgten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten in Reflexkrämpfe. Die Einwirkung der fraglichen Stoffe geschieht jedenfalls nicht auf die Fasern des Rückenmarks, sondern auf dessen Centralapparate, die Ganglienzellen, da dieselben Stoffe, auf die peripherischen Nervenfasern applicirt, deren Erregbarkeit keineswegs erhöhen, ein wesentlicher Unterschied zwischen peripherischen und centralen Nervenfasern aber weder nachgewiesen, noch wahrscheinlich ist.

Auf diese Erfahrungssätze, sowie auf die Texturverhältnisse des Rückenmarks und endlich die Lehren der allgemeinen Nervenphysik haben wir nun eine Theorie der Reflexbewegungen zu bauen, d. h. die Frage zu beantworten: auf welche Weise wird die Erregung der sensibeln auf motorische Fasern übertragen? Es ist bereits öfters angedeutet worden, dass uns die Wahl zwischen zwei Annahmen bleibt. Entweder geschieht der Uebergang der Erregung innerhalb anatomisch gegebener Nervenbahnen, d. h. durch irgendwelche Anastomosen der beiden Faserarten innerhalb des Markes und Hirns, oder durch den Process der von VOLKMANN sogenannten Querleitung, d. h. dadurch, dass die Erregung sensibler Fasern innerhalb der Centralorgane irgendwo auf ihrem centripetalen Wege durch die Scheide der Faser hindurch nach aussen dringt, und in eine anliegende oder benachbarte motorische Faser ebenfalls durch deren Scheide hindurch eindringt. Wir haben uns wiederholt mit voller Bestimmtheit zur ersteren Annahme bekannt, und wollen dieselbe der haltlosen Hypothese der Querleitung gegenüber hier kurz motiviren. Die Beweisführung zerfällt in eine negative, insofern sie die Nichtexistenz und Unmöglichkeit der sogenannten Querleitung zu demonstriren hat, und in eine positive, insofern sie die anatomischen und physiologischen Gründe darthut, welche die Annahme der reflectorischen Uebertragung auf continuirlichen Nervenbahnen rechtfertigen und nothwendig machen.

Die Erklärung der Reflexphänomene durch Querleitung wird besonders von VOLKMANN und LUDWIG[13] vertheidigt; vergebens aber suchen wir bei beiden nach einem Beweisgrunde für die Existenz dieser Leitungsart. Beide erkennen das Gesetz der isolirten Längsleitung in den peripherischen Nerven an, und statuiren die Befähigung zur Querleitung in den centralen Nervenfasern eben nur, um damit die Reflexphänomene zu erklären. Das Einzige, was LUDWIG für die Möglichkeit der Querleitung anführen kann, ist die oben besprochene secundäre Zuckung vom Nerven aus. Der Nerv, wenn er durch den elektrischen Strom in Erregung versetzt wird, ist im Stande, einen zweiten ihm anliegenden Nerven durch die Scheide hindurch ebenfalls in Erregung zu versetzen, nicht aber, wie wir gesehen haben, durch einen directen Uebergang des Erregungsvorganges selbst, sondern dadurch, dass der im primären Nerven erzeugte elektrotonische Zuwachsstrom bei seiner

Schliessung und Oeffnung erregend auf den anliegenden Nerven wirkt. Die Scheide leitet in diesem Falle nicht die Erregungsbewegung, wozu sie durchaus unfähig ist, sondern sie leitet einen elektrischen Strom. Wenn es daher schon unrichtig ist, die secundäre Zuckung einer Querleitung der Nervenfasern im eigentlichen Sinne zuzuschreiben, so ist es noch weit bedenklicher, auf dieses Factum einen Wahrscheinlichkeitsgrund für die Vermittlung der Reflexbewegungen durch Querleitung zu basiren. Es ist erwiesen, dass die secundäre Zuckung nur bei elektrischer Reizung eintritt, und du Bois hat den Grund dieser ausschliesslichen Wirkung der elektrischen Reizung durch seine geistvolle physikalische Theorie erklärt. Mit welchem Schein von Recht kann man daher annehmen, dass die Erregung, welche ein mechanischer oder chemischer Reiz in einer sensibeln Faser erzeugt, und welche erwiesenermaassen in den peripherischen Nervenstämmen trotz innigster Berührung nicht von Faser zu Faser übergeht, in den Centralorganen die Scheide zu durchdringen im Stande sei? Um dies annehmen zu können, müssten wir weiter voraussetzen, dass entweder an dem Erregungsvorgang innerhalb der Centralorgane irgend etwas geändert werde, wodurch er die Scheide als Leiter zu benutzen befähigt wird, oder dass Mark und Scheide der Nervenfasern ihre Eigenschaften im Rückenmark so weit ändern, dass sie ein wesentlich verschiedenes Leitungsvermögen erlangen, die Scheide ihre wichtigste Fähigkeit, die Nervenerregung zu isoliren, verliert. Beide Voraussetzungen sind gleich willkührlich und im höchsten Grade unwahrscheinlich, selbst dann, wenn sich als wahr herausstellen sollte, was jetzt von vielen Histiologen behauptet wird, dass die Nervenröhren innerhalb der grauen Substanz Mark und Scheide verlieren, und aus nackten Achsencylindern bestehen. Dass die fragliche Querleitung nicht etwa bei jeder durch die Centralorgane geleiteten Erregung eintritt, sondern in der Regel isolirte Längsleitung stattfindet, müssen auch die Vertheidiger der ersteren natürlich zugeben; die räumliche Wahrnehmung durch die Haut ist nur möglich, wenn die in jeder einzelnen sensibeln Faser erzeugte Erregung vollkommen isolirt in ihr bis zum centralen Empfindungsapparat geführt wird. Die Hypothese der Querleitung bedingt daher weiter die Annahme, dass dieselben Fasern bald die Erregung isolirt erhalten, bald über die Scheide hinaus wirken lassen, dass irgend welche Umstände die ursprünglich vorhandene Leitungsunfähigkeit der Scheide zeitweilig aufheben. Welcher Einfluss diese wunderbare Wirkung ausüben soll, ist nicht einmal vermuthungsweise zu beantworten versucht. Volkmann bespricht zwar ausführlich die Umstände, welche den Process der Querleitung begünstigen sollen; allein er zählt eben nur die Phänomene, welche vermeintlich nur durch Querleitung erklärlich sind, mit ihren Bedingungen auf, rechnet z. B. zu den begünstigenden Umständen das Fehlen des Willenseinflusses, die Narkose etc. Dass dies keine Erklärung der Ursachen der Querleitung ist, liegt auf der Hand. Man sollte doch meinen, dass das Nervenmark zur Leitung der Erregung durch seine specifische physikalisch-chemische Constitution, vielleicht durch seine Zusammensetzung aus beweglichen

peripolaren elektromotorischen Molekeln befähigt ist, wie die Function eines Gebildes überall durch seine physikalisch-chemischen Eigenschaften bedingt ist, und sollte entsprechend meinen, dass die Scheide ihrer gänzlich verschiedenen Constitution wegen zu der gleichen Function gänzlich unfähig sein muss. Wie und wodurch soll die Scheide zeitweilig dieselben Eigenschaften, wie der Röhreninhalt, erhalten? Es dünkt uns dies ebensowenig denkbar, als dass z. B. das Sarkolemm der Muskeln zeitweilig Contractionsfähigkeit erhalten sollte. Setzen wir aber selbst voraus, die Möglichkeit der Querleitung und ihr zeitweiliges Eintreten wäre erwiesen, so würde uns dieselbe dennoch als gänzlich unbrauchbar zur Erklärung der Reflexbewegungen mit ihren empirisch festgestellten Eigenthümlichkeiten erscheinen. Während Volkmann und Ludwig die Querleitung annehmen, um diese Erscheinungen erklären zu können, dünkt es uns weit leichter, aus denselben Erscheinungen den Beweis zu führen, dass sie nicht durch Querleitung bedingt sein können.

Ohne die willkührlichsten Fictionen lässt sich bei der Querleitungstheorie nicht erklären: 1) Warum die Erregung der sensibeln Fasern auf die motorischen und nicht zunächst auf andere sensible Fasern übertragen wird, warum daher nicht mit jeder Reflexbewegung ausgedehnte Mitempfindungen verbunden sind. 2) Warum die Erregung nur an ganz bestimmte zusammengehörige Gruppen von Bewegungsnerven, und zum Theil an solche übergeht, für welche eine Contiguität mit der primär erregten sensibeln Faser ausser aller anatomischen Wahrscheinlichkeit liegt. Wir wissen, dass die Fasern der sensibeln Wurzeln zu Bündeln zusammengepackt in die graue Substanz eintreten, nirgends aber ist innerhalb der grauen Substanz eine Berührung vorderer und hinterer Wurzelfasern nachgewiesen. Wenn daher die Erregung einer sensibeln Faser deren Scheide überschreitet, so treten derselben unter allen Umständen zunächst andere sensible Fasern entgegen, welche sie passiren oder überspringen müsste, um die entfernt verlaufenden motorischen Fasern zu erreichen. Die Voraussetzung, dass „irgendwo" sensible und motorische Röhren zur Berührung kommen, ist falsch und hilft nichts, da Reflexbewegungen noch durch ein Rückenmarkssegment vermittelt werden, von welchem nur ein Wurzelpaar abgeht, in einem solchen Segment aber die fragliche Berührung erwiesenermaassen nicht stattfindet. Die Berührungsstelle zwischen Hinter- und Seitensträngen der weissen Substanz wird wohl Niemand für die Stätte der Querleitung ausgeben wollen. Hätte aber auch die quergeleitete Erregung mit Umgehung der sensibeln Nachbarn, und vielleicht durch die bindegewebige Grundmasse der grauen Substanz hindurch motorische Fasern wirklich erreicht, welche Umstände sollen hier ihre Ausbreitung auf eine auserlesene Gruppe dieser Fasern einengen? Was hält sie am Weiterschreiten auf, wenn sie z. B. die zu den Streckmuskeln des Beines gehenden Nervenfasern ergriffen hat? Warum theilt sie sich nicht wenigstens allen Fasern einer und derselben Wurzel mit, welche doch so dichtgedrängt die Vorderhörner der grauen Substanz betreten? Es bedarf keiner weitläufigen Erörterung, um zu zeigen, in welche Unwahrscheinlichkeiten

und Widersprüche die Querleitungstheorie sich stürzen muss, um diese Frage in ihrem Sinne zu beantworten. Uns aber scheinen die aufgeführten Bedenken und factischen Einwände mehr als genügend, um die Querleitungstheorie gänzlich zu verwerfen, selbst wenn wir keine bessere an deren Stelle zu setzen hätten. Eine solche giebt es aber unseres Erachtens, und dies ist keine andere, als die in besserer Form und auf besserem Boden rehabilitirte Theorie von Marshal Hall, Grainger und Spiess, welche nichts unerklärt lässt, und in sich selbst nichts Unerklärliches mehr einschliesst. Marshal Hall, ausgehend von der Ueberzeugung, dass einerseits die Nervenerregung nur innerhalb continuirlicher Nervenbahnen geleitet werden könne, eine Uebertragung derselben von sensiblen auf motorische Fasern daher nur durch anatomische Communication dieser Fasern möglich sei, dass andererseits dieselben Fasern nicht gleichzeitig sowohl Empfindung oder willkührliche Bewegung als die Reflexerscheinungen vermitteln könnten, kam zu der Annahme eines besonderen, lediglich für die reflectorischen Functionen bestimmten „excito-motorischen Fasersystems". Es entspringen nach Hall an allen Punkten der Peripherie, von welchen aus Reflexbewegungen hervorgerufen werden können, neben den sensibeln Fasern besondere „excitirende Fasern", welche mit ersteren durch die hinteren Wurzeln das Rückenmark betreten, hier aber nicht wie jene zum Gehirn aufsteigen, sondern continuirlich in motorische Fasern übergehen. Letztere verlassen mit den willkührlich motorischen Fasern durch die vorderen Wurzeln das Mark und endigen in den Muskeln. Ein Reiz, auf die excitirenden Fasern applicirt, erweckt demnach eine Erregung, welche centripetal geleitet, unmittelbar wieder centrifugal zu den Muskeln geführt wird, und deren Reflexzuckungen auslöst. Diese von Spiess unwesentlich modificirte Hypothese Hall's ist vielfach perhorrescirt worden, und war ziemlich in Vergessenheit gerathen. Ausser dem nicht ungerechten Vorwurf, dass sie sich nicht auf anatomische Beobachtungen stütze, wandte man gegen dieselbe insbesondere ein, dass der peripherische Ursprung zweierlei centripetal leitender Fasern nebeneinander im höchsten Grade unwahrscheinlich sei, dass sie nicht die allgemeinen Reflexkrämpfe aller Muskeln erkläre, wenn man nicht die ungereimte Annahme einer Communication jeder einzelnen excitirenden Faser mit den motorischen aller Muskeln machen wolle, und endlich dass sie für das factische Ausbleiben der Reflexbewegung unter dem Willenseinfluss keine Erklärung zulasse. Von diesen Einwänden müssen wir namentlich den beiden letzten vollkommen beipflichten, werden dieselben aber durch gewisse Correctionen der Hall'schen Theorie, zu welchen uns die neuere Histiologie des Rückenmarks nöthigt, zu entkräften suchen. Wir betrachten die Existenz einer Communication zwischen Fasern der hinteren und vorderen Wurzeln als unzweifelhaft für das Rückenmark aller Wirbelthiere erwiesen; das Mikroskop zeigt uns die von Hall und seinen Anhängern hypothetisch vorausgesetzten continuirlichen Nervenbahnen, in welchen nach dem Gesetz der isolirten Längsleitung eine centripetale Erregung in eine centrifugale umgesetzt werden

und dadurch die Reflexbewegungen hervorbringen kann. Gewissermaassen als Knoten, welche in der grauen Substanz die beiden Faserarten zusammenknüpfen, das Nervenmark beider in leitende Verbindung bringen, finden wir die multipolaren Ganglienzellen. Wir berufen uns auf die oben gegebene Darstellung der Histiologie des Rückenmarks, auf die treffliche Uebereinstimmung der Untersuchungen Wagner's, Bidder's und seiner Schüler und Schroeder van der Kolk's in Betreff der in Rede stehenden Communication vorderer und hinterer Wurzelfasern durch multipolare Ganglienzellen. R. Wagner brachte zuerst diese anatomischen Data auf den physiologischen Kampfplatz gegen die Vertheidiger der Querleitung, indem er als volle Consequenz seiner Untersuchungen die Annahme eines eigenen Systems von reflex-motorischen Fasern und Zellen in M. Hall's Sinne hinstellt. Ludwig suchte diese Consequenz als falsch darzustellen, indem er die Sicherheit und Beweiskraft der Wagner'schen Beobachtungen bestritt und überhaupt den Credit mikroskopischer Forschungen auf diesem Gebiete zu verdächtigen sich bemühte. Wenn schon damals Ludwig's Einwände ungerecht erscheinen, und die immerhin noch spärlichen anatomischen Beobachtungen weit schwerer in die Wagschale fallen mussten, als irgend einer der zu Gunsten der Querleitungstheorie vorgebrachten Gründe, so möchten wir jetzt, nachdem durch so viele, wunderbar übereinstimmende Beobachtungen jene anatomische Basis befestigt ist, zweifeln, ob selbst Ludwig noch diesen unseres Erachtens nicht mehr zweideutigen Thatsachen gegenüber die jeder thatsächlichen Grundlage baare Querleitungstheorie aufrecht zu erhalten gedenkt. Wir glauben auf diese Thatsachen mit vollem Rechte folgende Sätze über die Entstehung der Reflexbewegungen bauen zu können.

1) Die Reflexbewegungen entstehen dadurch, dass Fasern, welche die an ihrem peripherischen Ende erzeugte Erregung centripetal fortpflanzen, im Rückenmark, welches sie durch die hinteren Wurzeln betreten, in Ganglienzellen der grauen Substanz sich inseriren, von welchen motorische Fasern entspringen. Der Inhalt der Ganglienzellen bildet leitende Verbindungen zwischen dem Nervenmark beider Fasern. Es fragt sich, sind erstere centripetalleitende Fasern besondere, eigens für die Reflexfunction bestimmte, excitirende in Hall's Sinne, oder sind es dieselben, welche auch mit den Empfindungsapparaten in Verbindung stehen, und daher die bewusste Empfindung vermitteln? Die Anatomie giebt uns hierüber noch keinen ganz sicheren Bescheid. Nach R. Wagner und Schroeder van der Kolk findet man im menschlichen Mark besondere Reflexfasern neben den sensibeln; nach den Dorpater Untersuchungen dagegen scheinen bei Fischen und Fröschen alle hinteren Wurzelfasern in die motorischen Ganglienzellen zu gehen, daher gleichzeitig für Empfindung und Reflexe bestimmt zu sein. Ob aber nicht auch bei diesen Thieren sensible Fasern direct in die Hinterstränge übergehen, scheint mir immer noch genauerer Untersuchung werth. An der Peripherie ist begreiflicher Weise die Endigung besonderer Reflexfasern neben Empfindungsfasern nicht nachgewiesen, aber durchaus

auch nicht widerlegt, und wir wissen nicht, warum viele Physiologen gegen diese Annahme als eine widersinnige sich so sträuben; einen reellen Grund hat noch Keiner dagegen aufbringen können. Allein, wenn sich auch herausstellen sollte, dass an der Peripherie nur eine einzige Art centripetalleitender Fasern, deren Erregung ebensowohl Empfindung als Reflexe erzeugt, verläuft und endigt, so bleibt doch das Factum der Existenz besonderer Reflexbahnen im Mark auf doppelte Weise erklärlich. Entweder könnten die sensibeln Fasern im Mark sich theilen und ein Ast als Leiter zu den Empfindungsapparaten weiter gehen, der zweite als Reflexweg nach vorn zu den Reflexapparaten gehen; oder die sensibeln Fasern könnten sich in den hinteren grauen Hörnern in Ganglienzellen inseriren, von denen zwei Fortsätze von gleicher Bestimmung wie jene hypothetischen beiden Aeste ausliefen. Erstere Annahme muss zurückgewiesen werden, da im Rückenmark noch nie die Theilung einer Primitivfaser gesehen worden ist, die zweite Annahme dagegen ist völlig plausibel, und namentlich Schroeder van der Kolk's Beschreibung der hinteren grauen Substanz enthält Manches, was sich in diesem Sinne deuten lässt. Weitere Untersuchungen haben zu entscheiden. Besondere reflex motorische Fasern neben den willkührlich motorischen anzunehmen, liegt kein Grund vor, im Gegentheil sprechen alle Beobachtungen, ganz besonders die an Fischen und Fröschen gemachten, dafür, dass dieselben motorischen Fasern durch dieselben Ganglienzellen der Vorderhörner gleichzeitig mit dem Heerd des Willens durch den nach oben gehenden Fortsatz, und mit den „excitirenden" Fasern durch den nach hinten gehenden Fortsatz in Verbindung stehen. Auch von physiologischer Seite ist diese Identität der willkührlichen und reflexmotorischen Fasern wahrscheinlich, weil der Wille einen so mächtigen Einfluss auf die Reflexaction übt, dieser aber ebenso nur durch eine directe leitende Verbindung zwischen dem Reflexmechanismus und den Ausgangspunkten der Willenserregung erklärbar ist. Welches Bild man sich von dem Hergang der hemmenden Wirkung des Willens machen kann, haben wir oben angedeutet.

2) Die Uebertragung der Erregung einer sensibeln Faser auf eine Summe motorischer geschieht durch Vermittlung der besonders durch Wagner und Schroeder van der Kolk im menschlichen Mark direct nachgewiesenen anastomosirenden Ganglienzellensysteme. Eine sensible (oder excitirende) Faser inserirt sich zunächst in eine Ganglienzelle, welche mittelbar durch ihre Fortsätze mit einer Gruppe anastomosirender Zellen verbunden ist, von welcher Gruppe functionell zusammengehörige Motorensysteme entspringen.

3) Die Uebertragung der centripetalen Erregung geschieht zunächst auf Motoren derselben Seite, weil diese direct von den Ganglienzellen, in welche die excitirenden Fasern sich inseriren, entspringen; sie kann sich aber auch auf Motoren der anderen Seite fortpflanzen, weil diese Zellen durch die queren Commissurenfasern mit den correspondirenden Ganglienzellensystemen der anderen Seite in Verbindung stehen.

4) Die **Irradiation** der Reflexe von den zunächst ergriffenen Motoren auf grössere Gruppen und sogar auf **alle** vom Rückenmark ausgehenden Motoren erklärt sich, wenn wir eine Communication der verschiedenen motorischen Ganglienzellensysteme untereinander annehmen, für deren Existenz ebenfalls Beobachtungen SCHROEDER VAN DER KOLK's sprechen. Dass bei derartigem mittelbaren Zusammenhang aller Motoren die reflectorische Erregung nicht immer alle ergreift, ist weit leichter begreiflich, als dass die Querleitung die Motoren, auf welche sie übergeht, unter anderen und unter den sensibeln Fasern auswählen sollte. Es hängt die Verbreitungsweite der reflectorischen Uebertragung theils von der Intensität und Beschaffenheit der ursächlichen centripetalen Erregung, theils von dem, was man sonst mit dem vagen Namen der „**Stimmung**“ der Reflexapparate bezeichnete, d. h. von dem Grade der **Leitungsfähigkeit** der Ganglienzellen und ihrer Communicationswege ab. Diese Leitungsfähigkeit kann durch verschiedene in ihrer Wirkungsweise gänzlich unbekannte Agentien, wie z. B. die Einwirkung des Strychnins, so erhöht werden, dass auch schwache Erregungsbewegungen mit Leichtigkeit allseitig fortgepflanzt werden, während andere Momente das Leitungsvermögen herabsetzen, diese und jene Leitungswege gänzlich ungangbar machen können.[1 4]

[1] Die wichtigsten Arbeiten über die Lehre von den Reflexerscheinungen und den Reflexbewegungen insbesondere sind folgende: Zuerst finden wir gewisse Bewegungen auf eine Reflexion von sensibeln auf motorische Nerven zurückgeführt bei PROCHASKA, *Opera minora*, Tom. II.; das Verdienst, die Reflexerscheinungen zuerst gründlich studirt, und durch eine, wenn auch theilweise verfehlte Theorie zu erklären versucht zu haben, gebührt ohnstreitig MARSHAL HALL, *Abhandlungen über das Nervensystem*, *Phil. Transact. for the year* 1833, Part. II.; *Memoires on the nervous system*, London 1837 u. 1843, die erstere Abhandlung in's Deutsche übersetzt und mit wichtigen Nachträgen versehen von KUERSCHNER, Marburg 1840. In Deutschland hatte gleichzeitig mit HALL JOH. MUELLER mit gewohnter Schärfe und Gründlichkeit die fraglichen Erscheinungen experimentell geprüft und zu erklären gesucht, s. J. MUELLER, *Physiol.* Bd. I. pag. 608. Von den übrigen bedeutenden Arbeiten nennen wir: VOLKMANN, *über Reflexbewegungen*, MUELLER's *Arch.* 1838, Art.: *Nervenphysiologie und Gehirn* in R. WAGNER's *Hdwrtrb.* Bd. II. pag. 542 und Bd. I. pag. 563: VALENTIN, *de function. nervorum*, Bern 1839; ARNOLD, *die Lehre von den Reflexfunctionen*, Heidelberg 1842; GRAINGER, *observ. on the struct. and funct. of the spinal cord.*; SPIESS, *Physiologie des Nervensystems*, Braunschweig 1844; ED. WEBER, Art.: *Muskelbewegung* in R. WAGNER's *Handwörterb.* Bd. III. 2, pag. 16; R. WAGNER, *Neurologische Untersuchungen*, pag. 167, 173 u. 187; ED. PFLUEGER, *die sensorische Function des Rückenmarks der Wirbelthiere, nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen*, Berlin 1853. — [2] Vergl. die deutsche Uebersetzung von HALL's *Abh.* pag. 64. — [3] Es existiren eine ziemliche Anzahl von Beobachtungen über neugeborene Acephalen, welche derartige scheinbar spontane Bewegungen ausgeführt haben sollen; vergl. M. HALL a. a. O. pag. 21; GEOFFROY ST. HILAIRE, *hist. des anomal. de l'organisation*, Tom. II; OLLIVIER D'ANGERS, *traité de la moëlle épinière*, Tome I. pag. 146. Allein mit Recht werden diese Beobachtungen von vielen Seiten her, als ziemlich ungenaue, mit Misstrauen aufgenommen (z. B. von LONGET, *Anat. u. Physiol. des Nervensyst.*, Bd. I. pag. 259) und noch mehr mit Recht Beweise für die wirkliche Spontanëität der beobachteten Bewegungen und vorhandenes Empfindungsvermögen vermisst. Das Eintreten von Sauganstrengungen bei Berührung des Mundes solcher Acephalen mit dem Finger, das Zugreifen bei Berührung der Hände u. s. w. können sehr wohl reine Reflexerscheinungen gewesen sein. Auch für das scheinbar spontane Schreien sind immerhin versteckte sensible Reize als Ursachen denkbar, wenn auch nicht erwiesen. Als Beispiele völlig unzuverlässiger Beobachtungen liessen sich viele speciell aufführen; selbst BROWN-SEQUARD (*exper. and clin. research. on the phys. and path. of the spin. cord.* pag. 34) referirt derartige Mittheilungen und

quält sich ab, eine plausible Erklärung zu finden. Wir lesen bei ihm Erzählungen, dass Schwangere allgemeine Kindsbewegungen gefühlt haben wollen, und doch bei der Geburt das Rückenmark des Kindes vollständig fehlte. — [4] Die Literatur und Geschichte der Streitfrage, ob dem Rückenmark Empfindungs- und Willensvermögen zukomme, oder nicht, ist umfangreich, und fällt theilweise mit der Literatur und Geschichte der Reflexlehre zusammen. Am sorgfältigsten gesammelt, und wenn auch vom Parteistandpunkt aus dargestellt, finden wir alle hierher gehörigen Angaben in dem genannten Werk von Ed. Pflueger, welches so viel Sensation für und gegen sich hervorgerufen hat. Indem wir auf dasselbe verweisen, empfehlen wir es dringend Jedem zur unbefangenen Prüfung. Es hat dasselbe mancher Tadel getroffen, welcher nicht ungerecht sein mag, z. B. der Vorwurf einer schroffen, anmaassend erscheinenden Sprache, der ungerechten Herabwürdigung der Verdienste mancher seiner Gegner, vor Allem der unangemessenen Kritik der Arbeiten M. Hall's; allein solche Nebendinge schmälern das Verdienst Pflueger's ebensowenig, als die kurze, absprechende, aber unphysiologische Kritik, welche von manchen Seiten her über sein Werk ausgeübt worden ist, seine Ansichten zu widerlegen im Stande ist. Jedenfalls bietet Pflueger's Schrift alles Material, auf welches ein Jeder mit Hülfe einer gewissenhaften Experimentalkritik ein selbstständiges Urtheil über die wichtige und difficile Streitfrage vom physiologischen Standpunkte zu bauen vermag. — [5] Redi, *de animalculis vivis*, *Amstelaedami* 1708, pag. 208. — [6] K. Boerhaave, *impetum faciens*, pag. 262. — [7] Pflueger a. a. O. pag. 112. Wir referiren noch folgende Experimente Pflueger's, welche die zweckmässige Accommodation der auf Reize ausgeführten Bewegungen Enthaupteter darthun. Pflueger geht von dem Vordersatz aus, dass ein Cardinalgesetz, welches bei einem Wirbelthiere erwiesen ist, aus der Analogie für alle anderen als gültig zu erschliessen sei, dass daher das Gesetz „der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe", welches er am Menschen festgestellt, für alle Wirbelthiere gültig sei. Nach diesem Gesetz müssten sich enthauptete Aale oder beliebige Aalstücken, wenn man sie auf der rechten Seite reizt, durch Contraction der rechtsseitigen Muskeln nach dem Reiz zu krümmen. Pflueger sah indessen das Gegentheil eintreten, die Thierstücken von der Flamme sich abwenden, durch linksseitige Muskelcontractionen. Narkotisirte er dagegen vorher die Thiere durch Strychnin, so traten dem Gesetz entsprechende Reflexbewegungen ein, die Aalschwänze zuckten mit Gewalt in die Flamme, welche sie brannte. Denselben Erfolg beobachtete Pflueger, wenn er den Schwanz junger Kätzchen, welchen ein Stück Rückenmark ausgeschnitten war, mit Feuer auf einer Seite reizte, immer gegen obiges Gesetz, Abwendung des Schwanzes vom Feuer. Auch Pflueger wendet gegen die rein mechanische Erklärung aller Bewegungen Enthaupteter die Verschiedenheit des Erfolges bei Anwendung verschiedener Reize auf dieselben sensibeln Nervenenden ein. Kneipt man einen Frosch an der Kerbe zwischen den Beinen, so stemmt er mit beiden Beinen gegen die Pincette, betupft man dieselbe Stelle mit corrodirender Säure, so reibt er sie mit einem Fuss ab! — [8] R. Wagner a. a. O. pag. 211. — [9] Pflueger a. a. O. pag. 133 zieht eine Parallele zwischen den Bewegungen enthaupteter Thiere und den Bewegungen schlafender Menschen. Der Vergleich ist nicht neu; allein während die Meisten beiderlei Bewegungen für bewusstlose, rein reflectorische halten, erklärt Pflueger beide für bewusste, durch ein vorhandenes, wenn auch sehr von seiner Höhe gesunkenes dunkles Bewusstsein vermittelt. Die Aehnlichkeit beiderlei Bewegungen ist mehrfach. Enthauptete und Schlafende bewegen sich meist nur auf Reize, die Bewegungen sind meist kurz, wie träumerisch, werden oft nur halb ausgeführt, zeigen eine gewisse Gesetzmässigkeit. Dass in Schlafenden das Sensorium nicht gänzlich erloschen, darin stimmen wir Pflueger vollkommen bei; es ist ja eine gewöhnliche Thatsache, dass wir durch Schmerzen aufwachen, sicher doch nicht durch nicht empfundene Schmerzen, sondern dadurch, dass eine gewisse Intensität der Empfindung den Schlaf vernichtet, das Bewusstsein auf seine normale Höhe zurückführt. Dass wir beim Erwachen die im Schlafe gehabten Empfindungen vergessen haben, ist kein Beweis, dass sie nicht vorhanden gewesen sind. Interessant ist, dass Pflueger auch bei schlafenden Menschen die zweckmässige Accommodation der auf Reize erfolgenden Bewegungen nach äusseren Umständen nachwies. Kitzelte er einem schlafenden Knaben das rechte Nasenloch, so rieb derselbe die Stelle constant mit der rechten Hand, bei Kitzel der linken Seite mit der linken Hand. Hielt er nun dem Knaben, ohne ihn zu erwecken, die rechte Hand fest, und kitzelte das rechte Nasenloch, so machte der Schlafende zuerst Versuche mit der rechten Hand, die gewohnte Bewegung auszuführen, da diese den Zweck aber nicht erreichen konnte, nahm er bei fortdauerndem Kitzel die linke Hand. — [10] Lotze, *Kritik der* Pflueger'*schen Schrift* in: *Göttinger gelehrte Anzeigen*, 1853,

Stück 174—177. — [11] AUERBACH, *über die Frage, ob bei enthaupteten Thieren noch Empfindung und Willkühr wahrzunehmen sei*, GUENSBURG's *med. Ztschr.* 4. Jahrg. 1853, pag. 452; FECHNER's *Centralblatt* 1854, No. 8, pag. 137. — [12] PFLUEGER a. a. O. pag. 80 und *Anhang* pag. 137 (tabellar. Uebersicht der pathol. Beobachtungen). — [13] Vergl. VOLKMANN a. a. O. Bd. II. pag. 528 u. 545; LUDWIG, *Lehrbuch d. Phys.* Bd. I. pag. 139; HENLE & PFEUFER's *Ztschr. für rat. Pathol.* N. F. Bd. V. pag. 269; R. WAGNER a. a. O. pag. 173 und HENLE & PFEUFER's *Ztschr.* N. F. Bd. V. pag. 307. — [14] Nur wenige Bemerkungen über die ausser den Reflexbewegungen noch angenommenen Reflexerscheinungen. *a*) Der Reflexbewegung stellt man eine Reflexempfindung gegenüber, und deutet als Uebertragung der Erregung von motorischen auf sensible Fasern die Anstrengungsschmerzen nach intensiver Muskelthätigkeit, die häufig zu beobachtenden Schmerzen in Gliedern, welche durch Muskelverkürzung verkrümmt sind! Es liegt auf der Hand, dass in beiden Fällen Druck auf sensible Nerven durch die contrahirten Muskeln eine weit wahrscheinlichere Ursache der Erscheinung ist, als der directe Erregungsübergang innerhalb der Centralorgane, sei es durch Querleitung oder Faseranastomosen. *b*) Als Mitbewegungen, Mittheilungen der Erregungen von motorischen an andere motorische Fasern, zählt man auf das unwillkührliche Mitbewegen anderer Finger mit einem willkührlich flectirten, besonders des vierten mit dem dritten, die oben erwähnte Mitbewegung der Pupille bei Contraction des *rectus internus*, die Contractionen der Gesichtsmuskeln bei heftiger Anstrengung, z. B. dem Heben schwerer Gewichte. Wir haben schon oben gesehen, dass wir nicht wissen, was hierbei als Reflex zu deuten wäre. Es handelt sich, wie ECKHARD richtig bemerkt, um eine gleichzeitige Erregung verschiedener Bewegungscentra durch einen und denselben motorischen Einfluss. Die Bedingung dazu ist natürlich in Communicationen der betreffenden Centralapparate (Ganglienzellensysteme) zu suchen. *c*) Als Mitempfindungen bezeichnet man eine Menge bekannter Erscheinungen, z. B. das Gefühl des Schauderns über die ganze Haut, oder das eigenthümliche Gefühl in den Zähnen beim Hören schriller unangenehmer Töne. Der Name Mitempfindung ist ganz richtig, die wahrscheinlichste Erklärung ist die, dass die in einem Empfindungsapparat ankommende Erregung von demselben aus durch Anastomosen auf andere übergeht, und insofern könnten diese und ähnliche Erscheinungen besser zu den Irradiationen als zu den Reflexen gezählt werden. Vergl. JOH. MUELLER a. a. O. pag. 603; ECKHARD a. a. O. pag. 103; LUDWIG a. a. O. pag. 145.

§. 255.

Verbreitung und Function der Spinalnerven. Es kann natürlich hier nicht unsere Aufgabe sein, die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung über den peripherischen Verlauf aller aus den einzelnen Spinalnervenwurzeln gebildeten Nervenstämme zu referiren, um so weniger, als das physiologische Interesse dieser Data wegen der functionellen Gleichheit aller vorderen und aller hinteren Wurzeln hier geringer ist, als bei der Betrachtung der Hirnnerven. Es kommt uns nur darauf an, einige allgemeinere Gesichtspunkte über den Verbreitungsmodus festzustellen und die speciellen Beziehungen einzelner Theile des Spinalnervensystems zu gewissen functionell coordinirten Muskelgruppen und besonderen Empfindungsbezirken aufzusuchen, während im Vorhergehenden immer nur schlechthin von motorischen und sensibeln Fasern die Rede war.

Um die Verbreitung der motorischen Spinalnervenfasern und die speciellen Effecte ihrer Thätigkeit zu erforschen, haben wir die motorischen Erfolge der Reizung des Rückenmarks an verschiedenen Stellen, oder der Reizung der einzelnen motorischen Wurzeln, oder auch die paralytischen Erfolge, welche nach Durchschneidung der einzelnen vor-

deren Wurzeln sich zeigen, zu studiren. Bei der Reizung der Nervenwurzeln dürfen wir uns begreiflicher Weise des elektrischen Stromes nicht bedienen, um nicht durch die unvermeidlichen paradoxen Zuckungen zu falschen Ergebnissen geführt zu werden. Um die Verbreitung der sensibeln Fasern an der Peripherie und zwar zunächst in der Haut zu ermitteln, verfährt man nach ECKHARD[1] am besten so, dass man alle hinteren Wurzeln mit Ausnahme einer einzigen, deren Verbreitungsbezirk man sucht, durchschneidet, und nun prüft, von welchen Hautstellen aus noch Empfindungen oder Reflexbewegungen hervorgerufen werden können. Aus den bisherigen in diesem Sinne ausgeführten Untersuchungen haben sich folgende Data ergeben.

Das Rückenmark versorgt mit motorischen Fasern sämmtliche willkührlich bewegliche Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, mit sensibeln Fasern die gesammte Haut und wahrscheinlich die Muskeln dieser Theile. Jede Rückenmarkshälfte versorgt ausschliesslich Theile derselben Körperhälfte; die Mittellinie des Rückens und der Vorderfläche des Rumpfes bildet eine scharfe Gränzlinie für die Verbreitungsbezirke der linken und rechten Spinalnerven. Die Nerven eines bestimmten Muskels entspringen aus einer abgegränzten Parthie des Rückenmarks (deren Grösse durch die Ausbreitung des dem Muskel entsprechenden Ganglienzellensystems bestimmt wird), verlassen aber das Mark nicht ausschliesslich durch eine einzige Vorderwurzel, sondern, wie aus ECKHARD's Untersuchungen hervorgeht, durch zwei oder mehrere benachbarte Wurzeln, so dass nach Durchschneidung einer Wurzel nicht vollständige Lähmung eines Muskels eintritt. Es entspringen ferner auch die Fasern ganzer Muskelgruppen, welche durch ihre Function verbunden sind, aus beschränkten Rückenmarksparthien, nicht aus verschiedenen, auseinanderliegenden Theilen desselben. So ist es ein bestimmter Abschnitt des Markes, welcher die Quelle aller Motoren der vorderen Extremitäten ist, ein gleicher im Lendenabschnitt befindlicher, welcher die hinteren Extremitäten versorgt, während die der ganzen Wirbelsäule entlang herablaufenden Rückenmuskelsysteme ihre Nerven auch aus allen Höhen des Markes beziehen. Auf die Centralisirung aller Respirationsmuskelnerven im obersten Abschnitt des Markes kommen wir noch zurück. Entsprechende Verhältnisse ergeben sich für die Empfindungsnerven.

Das Rückenmark versorgt ausser den willkührlichen animalischen Muskeln auch unwillkührliche, organische Muskeln mit motorischen Nerven. Wir sehen auf Reizung des Rückenmarks an bestimmten Stellen oder bestimmten Nervenwurzeln Bewegungen in verschiedenen dem Willen nicht unterworfenen Eingeweiden, nach Verletzung oder Durchschneidung dieser Stelle oder Nerven Lähmungen derselben Theile eintreten. Manche der hierher gehörigen Beobachtungen bedürfen noch einer genaueren Constatirung, einige dürfen als zweifellos richtig angesehen werden. Wir haben bereits oben pag. 790 den Nachweis geliefert, dass der Radialmuskel der Iris, welcher die Pupille erweitert, seine Motoren direct vom Sympathicus, indirect vom Rücken-

mark bezieht, dass im oberen Abschnitt des Markes motorische Fasern entspringen, welche durch die vorderen Wurzeln des zweiten und dritten Rückennerven austretend in die Bahn des Sympathicus eingehen und mit dessen Fäden zur Iris gelangen, während ausserdem auch das Hirn durch den *nervus hypoglossus* demselben Muskel motorische Fasern zusendet. Es ist ferner erwiesen, dass die Rückenmarksfasern des Pupillenerweiterers auch mit Reflexfasern zusammenhängen, ihre Thätigkeit durch Erregung der entsprechenden hinteren Rückenmarkswurzeln ausgelöst werden kann. Auf welche Weise im Leben die Erregung in diesen Fasern hervorgerufen wird, von wo aus den Ursprungszellen derselben im Rückenmark der erregende Einfluss zugeleitet wird, ist ebenso unbekannt, wie die Wirksamkeit der Belladonna auf diese Nerven. Ein zweiter hierher gehöriger motorischer Einfluss des Rückenmarks ist ganz kürzlich von Ed. Pflueger[2] nachgewiesen, oder wenigstens äusserst wahrscheinlich gemacht, indem er zeigte, dass Tetanisirung der vorderen Rückenmarkswurzeln eine Verengerung der Arterien des Mesenteriums und der Schwimmhaut des Frosches zur Folge hat, während sie auf das Lumen der Venen ohne Einfluss ist. Pflueger hat die Versuche von dem Verdacht zu reinigen gesucht, dass die beobachteten Erscheinungen etwa auf indirecter Compression der Arterien beruhten, oder dass sie auf unipolare Inductionswirkungen, oder secundäre Zuckungen vom Nerven oder Muskel aus zurückzuführen wären, und schliesst daher aus ihnen, dass im Rückenmark motorische Fasern entspringen, welche sich durch die vorderen Wurzeln zu den organischen Muskeln der mittleren Arterienhaut begeben. Ferner haben verschiedene Experimentatoren durch Reizung des Rückenmarks Bewegungen in verschiedenen Eingeweiden hervorgerufen, in den Därmen, der Harnblase und den Harnleitern, dem Uterus, den Samenleitern. Für eine Abhängigkeit der Muskelhäute dieser Theile sprechen ausser diesen directen Versuchsresultaten, welche noch theilweisen Widerspruch finden, und besonders wegen des Verdachtes unipolarer und secundärer Wirkungen des elektrischen Reizes einer sorgfältigen Wiederholung bedürfen, manche anderweitige Thatsachen, z. B. die häufig zu beobachtende Lähmung der Blasenmuskeln bei Krankheiten des unteren Rückenmarksabschnittes, die Pollutionen bei Affectionen des Rückenmarks u. s. w. Wir kommen bei der Physiologie des Sympathicus auf die Bewegungen dieser organischen Muskelgebilde zurück. Zweifelhaft ist auch bei diesen unwillkührlichen Bewegungen der Arterien, Därme etc., auf welche Weise die Innervation der sie erzeugenden Rückenmarksnerven zu Stande kommt, ob sie lediglich auf reflectorischem Wege hervorgerufen werden, oder ob sie auch als sogenannte automatische Bewegungen auftreten. Man schreibt nämlich dem Rückenmark ausser der Fähigkeit willkührliche und reflectorische Bewegungen zu vermitteln, sogenanntes automatisches Erregungsvermögen zu, d. h. es sollen gewisse Stellen desselben im Stande sein, ohne Zuthat des Willens und ohne von der Peripherie oder von anderen Theilen der Nervencentra kommende Anregung motorische Fasern in Erregungszustand zu versetzen. Es ist dies indessen

eine noch überaus dunkle unklare Theorie. Abgesehen davon, dass keine Erscheinung existirt, deren rein automatische Entstehung in dem bezeichneten Sinne sicher dargethan wäre, scheint uns der Begriff der automatischen Erregung überhaupt noch sehr wenig geläutert. Man nimmt eine solche da an, wo man keine der bekannten Erregungsursachen nachweisen kann; der Werth einer solchen rein negativen Beweisführung ist aber immer ein sehr geringer. Dass irgend Etwas vorhanden sein muss, was den Erregungsprocess hervorbringt, bedarf keines Beweises; wir wissen, dass ohne Reiz jeder Nerv in dem Zustand, den wir den ruhenden nennen, verharrt; man muss daher annehmen, dass an den Stellen der Centralorgane, von denen aus die fraglichen Erscheinungen erzeugt werden, irgend ein stätiger oder periodischer Reizvorgang existirt, dieser kann aber ebensowenig von selbst in den fraglichen Nervenapparaten zu Stande kommen. Wir wollen nicht weitläufig erörtern, welches weite Feld hier für die Vermuthung offen steht; wir erwähnen nur beispielsweise, dass man am wahrscheinlichsten an ein im Blut befindliches und mit diesem zu jenen Stellen der Centraltheile getragenes erregendes Agens denken kann, wobei aber immer wieder unklar bleibt, warum dieses Agens nur auf einzelne bestimmte Nervenapparate, nicht auf alle, mit denen das Blut in gleicher Berührung ist, erregend wirkt. Kurz, wir haben noch keine Ahnung von der Entstehungsweise einer solchen nicht willkührlichen und nicht reflectorischen Erregung; es ist aber auch unseres Erachtens für keine der „automatischen Bewegungen" das Fehlen reflectorischer Anregung zweifellos dargethan. Untersuchen wir, welche Erscheinungen man speciell einer Automatie des Rückenmarks zuschreibt, so finden wir keine einzige, welche uns zu dieser Auslegung als der einzig möglichen oder nur wahrscheinlichsten nöthigte. In früherer Zeit nahm man an, dass alle mit dem Rückenmark in unversehrter Verbindung stehenden motorischen Nerven von diesem Centralorgan in einem continuirlichen niederen Grad der Erregung, und durch diesen wiederum die von den Spinalnerven versorgten Muskeln beständig im Zustand geringer Contraction, den man „Muskeltonus" nannte, erhalten würden, und deutete diesen continuirlichen Erregungseinfluss des Rückenmarks als automatischen. Es hat sich indessen herausgestellt, dass der Begriff des Muskeltonus, welcher in der Vorzeit eine grosse Rolle in der Physiologie und Pathologie gespielt hat, und hier und da noch spielt, gänzlich zu streichen ist; alle als Aeusserungen des Tonus gedeuteten Erscheinungen haben eine bessere Auslegung gefunden. So stützte man sich vornehmlich auf das Zurückziehen der Schnittfläche durchschnittener Muskeln und Sehnen, welches Ed. Weber zur Evidenz als Effect der Elasticität der im ausgedehnten Zustande am Skelett befestigten Muskeln erwiesen hat. Ferner sah man als Beweis für den Tonus die vermeintlich continuirlichen Contractionen des *sphincter ani*, als Beweis der Abhängigkeit dieses Tonus vom Rückenmark die bei Rückenmarksaffectionen häufig beobachtete *incontinentia alvi* an. Es ist indessen der *sphincter ani* keineswegs beständig contrahirt, sondern schliesst im Zustand der Ruhe das Darm-

rohr vollständig; er contrahirt sich erst auf reflectorischem Wege und mit Unterstützung des Willens, wenn Faeces oder Gase ihn auszudehnen streben. Die tägliche Erfahrung lehrt, dass wir diese Contraction nur beschränkte Zeit zu unterhalten im Stande sind, der ermüdete Muskel giebt endlich dem Drange nach, oder wenn es nicht bis zur vollständigen Ermüdung kommt, wird entweder seine Contraction durch die Gewalt der Bauchpresse überwunden, oder der Willenseinfluss hemmt die weitere Reflexcontraction desselben; wir lassen ihn willkührlich erschlaffen.[3] Nicht viel besser als mit der Beweiskraft des Muskeltonus für die sogenannte Automatie steht es mit den übrigen beigebrachten Thatsachen. Eckhard[4] stützt sich besonders auf die Abhängigkeit der Bewegungen der Lymphherzen bei den Fröschen vom Rückenmark, welche zuerst Volkmann[5] dargethan hat. Volkmann beobachtete Stillstand der vorderen Lymphherzen nach Zerstörung des Rückenmarks in der Gegend des zweiten und dritten Wirbels, der hinteren nach gleicher Operation in der Gegend des siebenten und achten Wirbels; Eckhard[6] zeigte, dass dieser Stillstand nur vorübergehend ist, die Herzen später wieder zu schlagen anfangen, aber mit verändertem Rhythmus, so dass jene Parthien des Rückenmarks dem Rhythmus der genannten Bewegungen vorzustehen scheinen. Wir werden unten einen ganz entsprechenden Einfluss der *medulla oblongata* (die wir zum Hirn rechnen) durch den Vagus auf die Action des Blutherzens näher besprechen, und dabei nach dem Wesen dieser eigenthümlichen Hemmungsthätigkeit der Nerven fragen. Leider sind wir von einem Verständniss desselben noch so weit entfernt, dass wir auch an eine Erklärung, was hierbei unter automatischer Erregung der betreffenden Nervenbahnen von Seite des Markes zu verstehen sei, noch nicht denken können. Es scheint mir auch bei dieser Thätigkeit die Möglichkeit reflectorischer Auslösung der die Hemmung bewirkenden Nervenerregung keineswegs ausgeschlossen. Die ganze Lehre von der automatischen Erregung muss weiterer Untersuchung und Aufklärung anheimgegeben werden.[7]

[1] Eckhard, *über Reflexbewegungen der vier letzten Nervenpaare des Frosches*, Henle u. Pfeufer's *Ztschr*. Bd. VII. pag. 211. — [2] Ed. Pflueger, *vorläufige Mittheil. über die Einwirkung der vorderen Rückenmarkswurzeln auf das Lumen der Gefässe*, *Allgem. med. Centralztg*. Jahrg. XXIV. pag. 537 u. 601, Jahrg. XXV. pag. 249. — [3] Ueber die Lehre vom Tonus vergl. Volkmann a. a. O. pag. 488; Ed. Weber a. a. O. pag. 106. Bestätigt sich die Abhängigkeit der Arterienmuskeln vom Rückenmark, so werden die Vertheidiger des Tonus dem Rückenmark auch die Function zuschreiben, den so allgemein angenommenen und so vielfach in der Physiologie und mehr noch in der Pathologie gemissbrauchten ,,Gefässtonus zu vermitteln, s. oben pag. 81. Eine ausführliche Geschichte der Tonuslehre nebst Kritik und trefflichen experimentellen Gegenbeweisen gegen die Existenz continuirlicher tonischer Erregung erhalten wir soeben in der Arbeit von R. Heidenhain, *Histor. u. Experimentelles über Muskeltonus*, Mueller's *Arch.* 1856, pag. 200. Existirte der Tonus, so müsste ein am unteren Ende losgeschnittener und belasteter Muskel des lebenden Thieres im Momente der Durchschneidung seiner Nerven länger werden. Dass dies nicht der Fall ist, hat Heidenhain durch die sorgfältigsten Versuche bewiesen. — [4] Eckhard, *Nervenphysiol.* pag. 148. — [5] Volkmann, *Nachweisung d. Nervencentra, von welchen d. Bewegung d. Lymph- u. Blutgefässherzen ausgeht*, Mueller's *Arch.* 1844, pag. 419, a. a. O. pag. 489. — [6] Eckhard, *über das Abhängigkeitsverhältniss d. Bewegungen d. Lymphh. d. Frösche v. Rückenmark*, Henle u. Pfeufer's *Ztschr.* Bd. VIII. pag. 24. — [7] Beiläufig erwähnen wir, dass Koelliker (*das anatom. u. phys.*

Verh. der cavernösen Körper der Sexualorg., *Verh. d. Würzb. Ges.* 1851, Bd. II. pag. 118) dem Rückenmark noch einen ganz eigenthümlichen bewegungshemmenden Einfluss zuschreibt, auf welchem die Entstehung der Erection des Penis beruhen soll. Nach ihm werden die glatten Muskeln der Balken der *corpora cavernosa* durch den Sympathicus in beständiger mittlerer Contraction erhalten, wobei der Penis im erschlafften Zustande verharre; das Rückenmark hemme durch eine von ihm ausgehende Erregung diesen contrahirenden Einfluss, bringe dadurch jene Muskeln zur Erschlaffung, so dass sie der Anfüllung der Schwellkörper mit Blut keinen Widerstand mehr leisten, und so die Erection entstehe. Wir werden uns bei der Lehre von der Zeugungsthätigkeit bemühen, die Unwahrscheinlichkeit und Haltlosigkeit dieser Theorie nachzuweisen.

PHYSIOLOGIE DES GEHIRNS.

§. 256.

Textur des Gehirns.[1] Die grosse, eigenthümlich geformte Nervenmasse, welche als Anschwellung und Ausbuchtung am Kopfende des cylindrischen Nervencentrums der Wirbelthiere sich entwickelt, das Gehirn, ist ein wunderbarer Complex von grauer und weisser Nervensubstanz in mannigfacher Vertheilung und Gestaltung. Die descriptive Anatomie lehrt uns in demselben zahlreiche, mehr weniger von einander abgegränzte, durch die äussere Form und Art der Zusammensetzung aus jenen beiden Substanzen verschiedene Theile unter besonderen Namen unterscheiden; sie zeigt uns wenigstens die Grundzüge des Zusammenhanges dieser Theile untereinander und ihrer directen Fortsetzung in das Rückenmark, und endlich die Stellen der Oberfläche des Gehirns, an welchen auf jeder Seitenhälfte je zwölf peripherische Nervenstämme zu Tage treten. Wir setzen eine genaue Bekanntschaft mit diesen anatomischen Lehren voraus. Die mikroskopische Anatomie hat die schwierige Aufgabe, die Beschaffenheit der Elementartheile des Gehirns, deren wechselseitiges Verhältniss, Verlauf und Verbindungen in gleicher Weise wie bei dem Rückenmark zu eruiren. Leider ist sie von der Lösung dieser Aufgabe noch sehr weit entfernt, viel weiter als beim Rückenmark, wo die einfacheren, durch das ganze Organ gleichartigen Verhältnisse es möglich machten, nach langjährigen mühsamen Forschungen und vielfachen Verirrungen einen ziemlich sicheren Grundriss der Textur zu skizziren, obwohl auch in diesem noch manche Einzellinie nur hypothetischen Werth hat. Sehen wir, wie weit das Mikroskop Sicheres und physiologisch Verwerthbares in Betreff der Hirnstructur zu Tage gefördert hat.

Sicher ist zunächst, dass das Gehirn aus denselben histiologischen Elementen wie das Rückenmark besteht, aus Nervenröhren, Ganglienzellen, und der indifferenten bindegewebigen Grundmasse, welche zugleich die Trägerin der ernährenden Blutgefässe ist. Es haben aber auch diese Elemente selbst dieselben wesentlichen Eigenschaften wie die des Rückenmarks, die Differenzen, soweit sie ersichtlich sind, beschränken sich bei den Zellen auf Unterschiede der Grösse und Ausläuferzahl, bei den Fasern auf Durchmesserdifferenzen. Diese wunderbare Einfachheit und anscheinende Gleichheit

der Gewebselemente gegenüber der Complicirtheit und der unendlichen, jeden Vergleich vereitelnden Verschiedenheit der Leistungen der Nervencentra und ihrer einzelnen Theile, muss von vornherein die Hoffnungen des Physiologen herabstimmen, durch das Mikroskop ausreichende Unterlagen zur Erklärung des Wesens jener Thätigkeitsäusserungen zu gewinnen, aus den anatomischen Thatsachen mehr als die Erkenntniss der Bahnen, Entstehungsheerde und Wirkungsstätten der Erregung zu schöpfen.

Es steht ferner fest, dass, wie im Rückenmark, auch im Hirn die weisse Substanz ausschliesslich Nervenröhren, die graue dagegen neben ein- und austretenden Nervenröhren die Ganglienzellen in ihr Bindegewebsstroma eingebettet enthält, woraus wir ohne Weiteres den physiologischen Schluss zu ziehen haben, dass die weisse Substanz nur Erregungsleiter ist, in der grauen dagegen theils der Wechselverkehr der Nerventhätigkeit mit der Seele, d. i. Erregung der Fasern durch den Willen und Umsetzung der centripetalen Erregung in bewusste Empfindungen, theils die ohne Zuthun der Seele vor sich gehende reflectorische Uebertragung der Erregung stattfindet. Die Nervenröhren des Hirns gehören durchweg zu den feineren und feinsten; diejenigen Histiologen, welche einen präformirten Achsencylinder annehmen, lassen die feinsten Fasern, an welchen unter dem Mikroskop keine Markscheide sichtbar ist, aus Hülle und Achsencylinder, oder auch blos aus nackten Achsencylindern bestehen. Ich kann die Richtigkeit dieser Annahmen für das Hirn ebensowenig wie für das Rückenmark zugeben, und glaube, dass auch die feinsten Fasern Röhren, aus flüssigem Inhalt und zarter Scheide gebildet, sind. Für die Ganglienzellen des Gehirns gilt derselbe Satz, den wir für das Rückenmark vertheidigt haben: Sämmtliche Nervenzellen haben, in ihrem vollendeten functionsfähigen Entwicklungszustande wenigstens, Fortsätze, es giebt keine apolaren Nervenzellen; die Fortsätze endigen nicht frei, sondern gehen sämmtlich entweder in Nervenfasern oder als Commissurfasern in andere Nervenzellen über. Die physiologischen und anatomischen Thatsachen, welche zu diesem Satz berechtigen, sind vielfach an früheren Stellen erörtert. Ob im Gehirn unipolare Zellen vorkommen, ist nur durch directe Beobachtung zu entscheiden, allein noch nicht zweifellos entschieden; R. Wagner stellt dieselben bestimmt in Abrede. Ganz sicher gehört die bei Weitem grösste Mehrzahl der Gehirnzellen zu den multipolaren, und ebenso sicher scheint die Thatsache, dass viele derselben verästelte Fortsätze haben. Die fraglichen Zellen sind von sehr verschiedener Grösse, Form und sonstigem Ansehen. Ist auch mehr als wahrscheinlich, dass man im Gehirn wie im Rückenmark vielfach Bindegewebskörperchen für kleine Ganglienzellen mit feinen verästelten Ausläufern gehalten hat, so finden sich doch jene Unterschiede sicher auch an den wahren Nervenzellen. So treffen wir ausgezeichnet schöne, grosse multipolare Ganglienzellen mit röthlich pigmentirtem Inhalt am Boden der Rautengrube in der sogenannten *substantia ferruginea*, während z. B. die graue Substanz der Oliven oder die graue Rindenschicht der Hemisphären des grossen Hirns meist kleinere, blassere Nervenzellen enthält. Wir haben

schon oben angedeutet, dass neuerdings Jacubowitsch und Owsjannikow den Grössedifferenzen der Zellen eine wichtige physiologische Bedeutung zugeschrieben haben, indem sie für die zwei verschiedenen Functionen der willkührlichen Erregung und der Empfindung als Endorgane der betreffenden motorischen und sensibeln Fasern zwei wesentlich durch ihre Grösse und ihren Habitus verschiedene Klassen von Nervenzellen nachgewiesen haben wollen. Sie fanden an den centralen Enden rein motorischer Nerven grosse Zellen von derselben Beschaffenheit, wie die motorischen Ursprungszellen in den Vorderhörnern der grauen Rückenmarkssubstanz, an den centralen Enden der rein sensibeln Nerven dagegen Zellen, welche 3—4mal kleiner als jene, heller, mehr oval gestaltet erschienen und 3—4mal feinere Ausläufer besassen. Sie nennen erstere kurz Bewegungszellen, letztere Empfindungszellen. Letztere fanden sie z. B. an den Enden der drei höheren Sinnesnerven, des *nervus olfactorius*, *opticus* und *acusticus*, erstere z. B. an den Enden der *portio minor* des *nervus trigeminus*. Bestätigen sich diese Beobachtungen, so ist damit der erste, wenn auch kleine Schritt gethan zur Lösung der Aufgabe, die nothwendig vorauszusetzenden Verschiedenheiten aufzufinden, welche die Centralapparate der motorischen und sensibeln Fasern zeigen, und durch welche deren verschiedene Leistung bedingt wird.

Es ist ferner als Thatsache anzusehen, dass im Gehirn, wahrscheinlich in noch grösserer Ausdehnung als im Rückenmark, innig verbundene Gruppen von Ganglienzellen, welche durch ihre anastomosirenden Ausläufer in mannigfacher leitender Verbindung stehen, existiren. Besonders sind solche Gruppen in den mehr weniger scharf abgegränzten Parthien grauer Substanz, welche in die der Mittellinie entlang voreinander liegenden, gewissermaassen den an das Rückenmark sich anschliessenden Grundstock des Gehirns bildenden Theilen, von den Nervenkernen der *medulla oblongata* an bis zu den Seh- und Streifenhügeln eingestreut sind, zu suchen. R. Wagner hat die Existenz solcher communicirender Zellensysteme in den fraglichen Theilen erwiesen, und auf die vollständige Analogie der Structurverhältnisse derselben mit dem Verhalten der früher von ihm beobachteten Systeme multipolarer Ganglienzellen in den elektrischen Lappen des Zitterrochens (Ecker, *Icon. Taf.* XIV, *Fig.* 6) aufmerksam gemacht. Die Physiologie postulirt solche Ganglienzellensysteme, und kann nur durch sie ohne Zwang die wunderbare gesetzmässige Coordination der Erregung grosser Massen functionell zusammengehöriger Nerven erklären. So macht uns die Gegenwart solcher Systeme im verlängerten Mark die Centralisirung sämmtlicher motorischer Fasern des Respirationsmuskelsystems in diesem Theile begreiflich, erklärt uns, wie z. B. die Erregung einer einzigen sensibeln Faser der Nasenschleimhaut reflectorisch auf alle Motoren der Exspirationsmuskeln übergehen kann, wie dies regelmässig beim Niesen auf Kitzel der Nasenschleimhaut geschieht, und alle ähnlichen, unten zur Sprache kommenden Erscheinungen. Wie nun ganze Gruppen verbundener Ganglienzellen den Centralapparat grosser Systeme von Nerven-

fasern repräsentiren, so repräsentirt auch jede einzelne Ganglienzelle, insofern eine Anzahl ihrer Ausläufer zu Nervenröhren wird, ein System von Nervenfasern für sich; die Zahl der von je einer Nervenzelle entspringenden Röhren ist im Gehirn oft ausserordentlich gross. R. Wagner führt als Beispiel die retortenförmigen Ganglienzellen der Randwülste des kleinen Gehirns an, von deren Hals eine grosse Menge sehr feiner Aeste entspringen und in die feinsten Fibrillen übergehen. Wagner vermuthet, dass diese Zellen nicht untereinander in Verbindung stehen, sondern jede für sich ein abgeschlossenes System bildet; doch ist kein Beweis für diese kleinen Röhrensysteme mit je einem isolirten Centralapparat beigebracht.

So viel über die allgemeine Histiologie des Gehirns. Wenn schon in dieser noch unendlich viel näher zu eruiren und zu constatiren übrig bleibt, so gilt dies in noch viel höherem Grade von der speciellen Histiologie, der Lehre vom Verlauf, der Endigung und der mittelbaren Verbindung der Nervenröhren in allen Hirntheilen, dem Verhalten der einzelnen Parthien der grauen Substanz in Bezug auf die Beschaffenheit und den Zusammenhang ihrer Zellen untereinander und mit bestimmten Nervenfasern von bekanntem Verlauf und Bestimmung. Trotz zahlloser mühsamer Untersuchungen sind wir hier viel weiter zurück als beim Rückenmark. Die Untersuchung mit Nadel und Messer am erhärteten Hirn führt der grossen Complication des Baues und der Zartheit der Elemente wegen nur bis zu gewissen Gränzen, sie macht uns die Verfolgung grösserer Fasermassen von parallelem Verlauf, von den Hirnnerven oder Rückenmarkssträngen bis in eine gewisse Tiefe möglich, führt aber nicht bis zu den Enden der Fasern. Die mikroskopische Untersuchung feiner in verschiedenen Richtungen geführter Schnitte ist so difficil, das Verständniss der erhaltenen oft sehr zweideutigen Bilder und deren Combination so ausserordentlich schwierig, dass wir uns über das Fragmentarische und Unsichere der Resultate dieser Methode nicht wundern dürfen. Wie gering endlich die Tragweite des physiologischen Experiments und der pathologischen Beobachtung, wie roh auch die subtilsten Versuche im Vergleich mit der Feinheit des zu durchforschenden Mechanismus, werden wir im Einzelnen sehen. Bei diesem Stand der Sache stehen wir davon ab, die specielle Textur des Gehirns Theil für Theil in demselben Sinne wie beim Rückenmark zu beschreiben, und ziehen es vor, die spärlichen Data bei der speciellen Functionslehre mit beizubringen. Nur wenige allgemeine Grundzüge sind hier am Platze.

Wir können im Hirn drei Arten von Fasersystemen unterscheiden. 1) Das grosse System der (motorischen und sensibeln) Rückenmarksstränge, welche, nachdem sie die *medulla oblongata* gebildet, in das Hirn ausstrahlen, um in gewissen Theilen der grauen Substanz zu endigen. 2) Die verschiedenen Faserzüge der ein- und austretenden (motorischen und sensibeln) Hirnnerven, welche sämmtlich von der Basis des Hirns aus den Centraltheilen, in welchen sie endigen, zulaufen. 3) Grosse, massenhafte Systeme von Commissurenfasern, welche in mannigfacher, noch sehr wenig ermittelter Weise die verschiedenen

discreten Centralheerde untereinander in leitende Verbindung setzen. Wahrscheinlich gehört hierher vor Allem die Hauptmasse der die weisse Substanz der Hemisphären des grossen Hirns bildenden Fasern, welche die Verbindung zwischen der oberflächlichen grauen Substanz der Hemisphären und den im Centrum in den sogenannten Hirnganglien gelegenen grauen Kernen herstellen. Nur wenige Commissurensysteme sind bis jetzt als solche bestimmt erwiesen, und ihre physiologische Vermittlungsfunction erkannt. Wir wissen mit Bestimmtheit, dass die verschiedenen psychischen Actionen durch verschiedene, räumlich getrennte Theile der Hirnmaschine vermittelt werden, ganz andere Theile z. B. im Dienste des Willens stehen, ganz andere zur Umsetzung ankommender Erregungen in Empfindungen dienen, andere das Denken, die Bildung von Vorstellungen vermitteln u. s. w. Die Phrenologen wissen bekanntlich noch viel mehr, sie haben die Seele in so und so viel Elemente zerspalten, und jedem Element eine genau umschriebene Parthie Hirnsubstanz als Wohnung angewiesen, so dass sich ein nach ihnen eingetheiltes Hirn wie das steife Fachwerk eines Actenregals ausnimmt. Allein das wissen eben nur die Phrenologen, welche bekanntlich von Physiologie keine leise Ahnung haben, und daher unbekümmert die wenigen Data, welche wir bis jetzt über die Function der einzelnen Hirntheile haben, mit Füssen treten. Immer aber muss die Vertheilung der den verschiedenen psychischen Actionen zu Grunde liegenden physischen Thätigkeiten auf verschiedene Parthien grauer Substanz als eine zweifellose Thatsache betrachtet werden; die Idee einer Concentration der Seele mit allen ihren Vermögen in einem einzigen Hirntheile, und das daraus entsprungene Suchen nach dem „Sitz" der Seele ist durch bessere physiologische Einsicht jetzt gänzlich verdrängt. Bedenken wir aber den innigen Connex, in welchem die verschiedenen Seelenthätigkeiten miteinander stehen, sehen wir täglich, wie Empfindung und Vorstellung sich mechanisch mit unverbrüchlicher Regelmässigkeit aneinander knüpfen, wie gewissen Empfindungen constant dieselben Willensimpulse folgen u. s. w., so müssen wir von vornherein die Existenz leitender Verbindungen zwischen den getrennten Heerden der einzelnen Seelenactionen postuliren. Dass die mannigfachen reflectorischen Erscheinungen, welche durch das Gehirn vermittelt werden, directe Communicationen zwischen den reciproken Fasersystemen erheischen, versteht sich nach dem früher Gesagten von selbst. Einzelne Reflexfasersysteme sind im Hirn mit Sicherheit nachgewiesen.

[1] Vergl. die Handbücher von Longet, Koelliker, R. Wagner, *neurolog. Unters.*, Ecker, *Icon. Taf.* XIV. und XV.

§. 257.

Physiologie der Hirnnerven. Wie wir in den Mechanismus des Rückenmarks von den Nervenwurzeln aus eingedrungen sind, so ist es auch beim Hirn am zweckmässigsten, durch die Erörterung der

Hirnnervenfunctionen zu dem Studium der Hirnorgane selbst uns den Weg zu bahnen.

Eine so strenge Congruenz der anatomischen Sonderung mit der physiologischen Bestimmung, wie sie für das Rückenmark durch den Bell'schen Lehrsatz ausgesprochen ist, findet sich bei den Hirnnerven nicht. Es versteht sich zwar von selbst, dass die Fasern verschiedener Function, wie sensible und motorische, aus verschiedenen Quellen stammen, wenn sie auch im peripherischen Nervenstamme promiscue laufen; allein es giebt erstens Hirnnerven, bei welchen die Vermischung functionell verschiedener Fasern bereits am Austritt derselben an die Hirnoberfläche vorhanden ist, zweitens haben wir bei den Hirnnerven nicht blos jene zwei Klassen von sensibeln und motorischen Röhren wie beim Rückenmark. Abgesehen von der grossen Verschiedenheit der sensibeln Fasern unter sich in Bezug auf die Qualität ihrer Leistungen, welche nothwendig grosse Differenzen ihrer centralen Endapparate voraussetzt und daher zu einer gesonderten Verfolgung der einzelnen nöthigt, finden wir bei den Hirnnerven auch Fasern, deren Erregung weder Bewegung noch Empfindung, sondern eigenthümliche Wirkungen hervorbringt. Es giebt Fasern, deren Erregung Hemmung von Bewegungen erzeugt, Fasern, deren Erregung bedingend in die chemisch-physikalischen Vorgänge des Stoffwechsels eingreift, ohne dass wir das Wesen ihrer Wirkung errathen können. Endlich ist zu bemerken, dass, während bei den Spinalnerven je eine motorische mit einer sensibeln Wurzel zu einem gemischten Stamm zusammentritt, die Hirnnerven theils vom Ursprung bis zum Ende völlig unvermischt rein motorisch oder rein sensibel bleiben, theils durch Faseraustausch an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs, oft erst weit vom Austritt entfernt, gemischt werden.

Den drei höheren Sinnesnerven, dem *nervus olfactorius*, *opticus* und *acusticus* haben wir nur eine kurze Betrachtung zu widmen, da ihre Functionen bereits der Gegenstand ausführlicher Darstellung gewesen sind.

1) Der *nervus olfactorius.* Der Ursprung dieses Nerven ist bekanntlich seit alter Zeit Gegenstand des Streites. Es handelt sich besonders darum, ob der als *tractus olfactorius* mit drei Wurzeln an der Basis des Gehirns zu Tage tretende Theil bis zu der kolbenförmigen Anschwellung, dem Bulbus, als Stamm des Nerven, oder als ein verlängerter Hirntheil zu betrachten, der Ursprung des Olfactorius erst im Bulbus zu suchen ist. Wenn wir unter Nervenstamm eine Summe von Nervenfasern auf dem Verlauf zwischen Peripherie und Centralapparaten verstehen, kann ein Gebilde, welches graue Substanz enthält, unmöglich als Nervenstamm betrachtet werden; es scheint mir demnach die von Longet wieder vorgesuchte Ansicht der Alten, dass die Riechstreifen mit den Kolben Gehirnanhänge seien, entschieden die richtigere, um so mehr, als die mittlere graue Wurzel der Streifen erwiesenermaassen eine unmittelbare Fortsetzung der grauen Substanz der Hirnwindungen ist, und der Kolben bei manchen Thieren, wie den Fischen, eine solche Grösse erreicht, dass man ihn sogar mit dem grossen Hirn selbst ver-

wechselt hat. Höchst wahrscheinlich (directe Nachweise fehlen noch) entspringen die durch die Siebplatte zur Nasenschleimhaut gehenden Nervenröhren zunächst aus den kleinen im *bulbus olfactorius* angehäuften Ganglienzellen, und die Fasern des Tractus stellen Commissurenfasern mit anderen Hirntheilen dar, ohne dass sich jetzt mit Bestimmtheit Verlauf und functionelle Bedeutung dieser Commissuren, sowie der im Riechstreifen von der grauen Wurzel aus sich entlang ziehenden grauen Substanz angeben lässt. Es ist zwar der Zusammenhang der sogenannten Wurzeln des Tractus mit diesem und jenem benannten Theile des Hirns aufgefunden, allein die Physiologie kann mit diesen in den Lehrbüchern der Anatomie nachzusehenden Thatsachen vorläufig noch nichts anfangen.[1]

2) Der *nervus opticus.* Ueber den Verlauf, Ursprung und die Communicationen der Fasern dieses Nerven ist ebenfalls noch Manches dunkel, und viel gestritten worden. So lange man sich nur auf die Verfolgung mit Nadel und Messer verliess, konnte man zu keiner ausreichenden Entscheidung gelangen; nur das Mikroskop hat nachzuweisen, in welchen Theilen die Fasern des Nerven in Ganglienzellen sich inseriren, und wie diese Zellen mit anderen Zellensystemen zusammenhängen. Unzweifelhaft ist, dass der Opticus, wenn wir ihn von der Peripherie aus verfolgen, nach der Bildung des Chiasma als *tractus opticus* weiter verlaufend und um den Grosshirnstiel sich herumbiegend, zunächst in zwei Schenkel gespalten in die beiden Kniehöcker eintritt. Während man ihn früher meist durch diese grauen Höcker nur durchtreten liess, darf jetzt als sicher angenommen werden, dass seine Fasern wenigstens zum Theil in Verbindung mit den multipolaren Ganglienzellen derselben treten, in diesen ihre ersten Centralapparate finden. Ein blosses Durchtreten von Faserzügen durch die Zellensysteme grauer Substanz ohne jede Communication mit diesen hat jetzt jede Wahrscheinlichkeit verloren. Beide Kniehöcker stehen bekanntlich durch zwei weisse Faserzüge mit den Vierhügeln, die inneren jederseits mit den Testes, die äusseren mit den Nates in Verbindung. Diese Faserzüge sind ohnstreitig mittelbare oder unmittelbare Fortsetzungen der Opticusfasern, setzen dieselben in Verbindung mit einem zweiten Ganglienzellensystem, welches die graue Substanz der Vierhügel bildet. Die Vierhügel als eigentliches Ursprungsorgan der Sehnerven zu betrachten, wie besonders von Longet geschieht, ist kein Recht vorhanden, so lange nicht erwiesen ist, dass gerade in diesem Theile die Nerven ihre Erregung in einen Lichtempfindungsprocess umsetzen. Der Ort, wo dies geschieht, welcher daher als wesentlicher Centralapparat des Sehnerven zu betrachten wäre, ist aber noch unbekannt; wir wissen dagegen bestimmt, dass gerade die Vierhügel die Organe gewisser reflectorischer Erscheinungen, des Reflexes vom Opticus auf den Oculomotorius sind, dürfen sie daher mit Recht zunächst nur als Reflexionsapparate für den Opticus betrachten. Es ist erwiesen, dass von den Vierhügeln aus die Opticusfasern mit den Ursprungszellen der Oculomotoriusfasern zu beiden Seiten der Sylv'schen Wasserleitung und mit der *medulla oblongata* durch die Schleife

in Verbindung treten (R. Wagner). Die genannten Organe sind aber keineswegs die einzigen Endziele der Opticusfasern. Wie schon früher von Valentin, Krause u. A. behauptet, tritt ein grosser Theil der Opticusfasern in innige Verbindung mit den Sehhügeln, um, wie nach dem jetzigen Standpunkte hinzugefügt werden muss (R. Wagner), in dessen Ganglienzellen sich zu inseriren. Von diesen letzteren endlich geht höchst wahrscheinlich eines der wichtigsten Commissurenfasersysteme für den Opticus ab, Fasern nämlich, welche nach aussen verlaufend zu der grauen Substanz der Windungen des grossen Hirns gehen, „und so die von den peripherischen Enden der Retinafasern empfangenen Eindrücke schliesslich dem grossen Gehirn zur letzten Phase der Innervation mittheilen, um in den Kreis seelischer Wahrnehmung als vollendete Gesichtsvorstellung zu gelangen" (R. Wagner). Bei pathologischen Entartungen, Schwund der Sehnerven hat man häufig gleichzeitige Entartung (Schwund oder Erweichung) der knieförmigen Körper, der Vierhügel und der Sehhügel beobachtet.[2] Wir finden noch andere Hirntheile genannt, mit welchen der Sehnerv in Verbindung treten soll, wie z. B. das *tuber cinereum*; allein, auch wenn diese Communicationen unzweifelhaft wären, sind wir doch nicht im Stande, ihre physiologische Bedeutung zu errathen. Ist daher die Frage nach den centralen Schicksalen des Opticus auch noch nicht abgeschlossen, so verschafft uns doch das bis jetzt Ermittelte einen Blick in den Mechanismus der Hirnmaschine, in die mannigfache Verkettung ihrer Theile, deren Vorhandensein die Physiologie postuliren muss.

Eine wunderbare Eigenheit des Sehnerven ist die Bildung des Chiasma, jener Verkoppelung der beiden Sehstreifen, aus welcher die Sehnervenstämme gesondert hervorgehen. Es ist sowohl über die Structur als über den Zweck des Chiasma viel disputirt worden, und heute noch durchaus nicht Alles klar. Sicher ist, dass im Chiasma ein grosser Theil der Sehnervenfasern sich kreuzt, die des linken Tractus in den rechten Opticusstamm übertreten und umgekehrt, ein Theil aber auch auf derselben Seite wieder austritt, auf welcher er eingetreten. Früher hatte man theils eine vollständige Kreuzung aller Fasern behauptet, theils jede Kreuzung in Abrede gestellt. Die theilweise Kreuzung wird aber auch durch pathologische Beobachtungen erwiesen, insofern sich herausgestellt hat, dass Schwund eines Sehnerven vor dem Chiasma hinter demselben bald auf derselben, bald auf der anderen, bald auf beiden Seiten weiter geht.[3] Ausser diesen theils sich kreuzenden, theils sich nicht kreuzenden, von der Retina direct zu den Centralapparaten gehenden Fasern soll das Chiasma, wie zuerst Caldani angegeben, Commissurenfasern und zwar von doppelter Art enthalten. Erstens sollen Fasern, welche in dem einen Opticus von der einen Retina kommen, in dem nach vorn gelegenen Theile des Chiasma in den anderen Sehnerven treten und in diesem zurück zur anderen Retina laufen, also eine Commissur zwischen beiden Netzhäuten bilden. Zweitens sollen Fasern, welche in dem Tractus der einen Seite von der Wurzel kommen, in dem hinteren Theile des Chiasma in den anderen Tractus übertreten,

und mit diesem zur gegenüberliegenden Wurzel laufen, also eine Commissur zwischen beiden Ursprungsstellen der Sehnerven herstellen. Fragen wir, zu welchen Zwecken das Chiasma mit dem geschilderten Verhalten dient, so ist keine genügende Antwort zu geben. Die Nothwendigkeit und den Nutzen der Kreuzung der Sehnervenfasern vermögen wir ebensowenig zu erklären, als die Kreuzung der vom Rückenmark zum Hirn aufsteigenden sensibeln und motorischen Leiter in ersterem oder letzterem. Nicht besser steht es mit der Deutung der Commissuren, deren wirkliche Existenz vorausgesetzt. Eine Commissur der Sehnervenwurzeln würden vielleicht Einige in Zusammenhang mit der Lehre von den identischen Netzhautpunkten zu bringen geneigt sein, die betreffenden Fasern als Verbindungswege zwischen je zwei von identischen Stellen beider Augen kommenden Fasern ansehen; allein, wie wir schon pag. 874 wahrscheinlich zu machen suchten, ist eine anatomische Vereinigung der von identischen Stellen kommenden Fasern durchaus nicht nothwendig, um das Einfachsehen zu erklären. Im Gegentheil machten wir gewisse Thatsachen geltend, welche gegen eine solche Vereinigung und die dadurch zwangsmässig bedingte Verschmelzung der von identischen Stellen erregten Eindrücke zu einer einfachen Empfindung sprechen. Noch weniger lässt sich eine irgend plausible Vermuthung über die Bedeutung jener vorderen Commissurenfasern zwischen beiden Netzhäuten aussprechen; die blosse Gegenwart multipolarer Ganglienzellen in der Retina, welche Koelliker als physiologischen Unterstützungsgrund anführt, bringt uns der gesuchten Erklärung nicht um einen Schritt näher.[4]

3) Der *nervus acusticus*. Ursprung und centrale Anastomosen dieses Sinnesnerven sind noch sehr wenig genau ermittelt; sicher scheint nur sein Ursprung aus dem verlängerten Mark zu sein. Meistens nimmt man an, dass die weissen Querstreifen, welche zu beiden Seiten der Mittellinie an der vorderen Wand der vierten Hirnhöhle sich zeigen, die hauptsächlichen Wurzeln der Hörnerven bilden. Allein abgesehen davon, dass nach Beobachtungen von Longet u. A. diese Streifen bei normalem Nerv zuweilen fehlen, dass häufig nur ein geringer Theil derselben in den Nervenstamm übergeht, würden diese weissen Streifen immer nur als Wurzeln, aber noch nicht als Ursprungsstellen zu betrachten sein. Ebensowenig ist der eigentliche Ursprung für diejenigen Fasern nachgewiesen, welche von den sogenannten *fibris arcuatis* an der Aussenfläche der Pyramide ausgehen sollen. Höchst wahrscheinlich liegen die Ursprungszellen wenigstens grösstentheils in der grauen Substanz, welche den Boden der Rautengrube bedeckt. Interessant ist der von Stilling gelieferte Nachweis, dass ein beträchtlicher Theil der Acusticusfasern, wenn wir sie rückwärts verfolgen, in die Brücke eindringt, innerhalb derselben eine „Anschwellung mit vielen Nervenzellen" bildet, um sich dann rückwärts nach dem verlängerten Mark zu den Zellen des *locus coeruleus* zu begeben. Dieser Umweg des Acusticus hat jedenfalls eine analoge Bedeutung, wie der Durchtritt der Opticusfasern durch die Kniehöcker auf dem Wege zu den Vierhügeln; d. h. jene Anschwellung

ist ein Ganglienzellensystem, mit welchem die Fasern in Verbindung treten, um sich von da aus mittelbar nach dem zweiten Zellensystem fortzusetzen. Ob die grossen Ganglienzellen des *locus coeruleus* die Ursprungsorgane des Hörnerven sind, ist nicht direct erwiesen, und müsste abgeleugnet werden, wenn sich JACUBOWITSCH's und OWSJANNIKOW's Ansicht, dass alle sensibeln Nerven von kleinen Zellen entspringen, bestätigt. Sie selbst geben an, den Ursprung des Nerven von kleinen Zellen beobachtet zu haben, ohne jedoch den Ort näher zu bezeichnen. Viele Beobachter haben behauptet, dass ein Theil der Acusticusfasern der rechten und linken Seite in der Mittellinie sich verbinden, oder wenigstens kreuzen. Sicher ist Letzteres weit eher denkbar, als eine Querverbindung, da Kreuzungen mehrfach auch für die Hirnnerven nachgewiesen sind, nicht aber Anastomosen, wenigstens nicht ohne Dazwischenkunft von Ganglienzellen. Dass wir nicht nöthig haben, zur Erklärung des Einfachhörens mit zwei Ohren eine derartige Verbindung vorauszusetzen, bedarf keiner Beweisführung mehr. Bei der Lehre vom Gehörsinn haben wir die Contraction des Trommelfellspanners als eine Reflexbewegung, welche die Erregung des Acusticus auslöst, bezeichnet; leider sind die Bahnen der reflectorischen Uebertragung, die Communication der Wurzeln des Acusticus mit den Fäden des Facialis, welche zum *musculus mallei internus* gehen, nicht nachgewiesen.

4) Der *nervus oculomotorius.* Der Ursprung dieses Nerven ist seit längerer Zeit genau ermittelt, streitig ist dagegen noch immer, ob derselbe von Haus aus rein motorisch ist, oder sensible Fasern beigemischt enthält. Er entspringt, wie wohl zuerst von STILLING nachgewiesen wurde, von der grauen Substanz, welche sich am Boden der SYLV'schen Wasserleitung vorfindet, und von STILLING als Oculomotoriuskern bezeichnet wird. Dieser Kern besteht aus einem System von Ganglienzellen der grösseren Art, deren Inhalt etwas pigmentirt erscheint. Es würde hieraus nach JACUBOWITSCH und OWSJANNIKOW auf die rein motorische Natur des Nerven zu schliessen sein, wenn nicht eben diese Männer als zweite Faserquelle desselben ein zweites System kleiner Ganglienzellen, welche um den *aquaeductus Sylvii* in den Vierhügeln gelagert sind, und ihre Ausläufer an die von unten kommenden Ausläufer der grossen Zellen anlegen, beschrieben. Ob die doppelte Art der Ursprungszellen als strenger Beweis für die gemischte Natur des Augenmuskelnerven zu betrachten, muss die Zukunft feststellen. Die physiologischen Beweise für oder gegen die Beimengung sensibler Fasern sind nicht ganz sicher. Es ist zwar ausser Zweifel, dass Durchschneidung und Reizung des Oculomotorius innerhalb der Augenhöhle Schmerzempfindung erregt, allein diese kann ebensowohl von ursprünglich in ihm enthaltenen Empfindungsfasern, als von den Fasern herrühren, welche bekanntermaassen der *nervus trigeminus* im Verlaufe an ihn abgiebt. Innerhalb der Schädelhöhle und an der Wurzel haben einige Experimentatoren den Nerv empfindlich, andere unempfindlich gefunden; VALENTIN behauptet Ersteres mit Bestimmtheit, und nimmt daher für ihn zwei besondere, den vorderen und hinteren Rückenmarksnervenwurzeln

analoge Quellen an, während LONGET auf mechanische Reizung desselben am Ursprung keine Schmerzzeichen beobachten konnte. Es muss daher vorläufig unentschieden bleiben, ob sowohl die Muskelsinnesempfindungen der vom Oculomotorius abhängigen Augenmuskeln, deren mannigfache und für den Gesichtssinn so unendlich wichtige Verwendung wir oben kennen gelernt haben, als die Muskelschmerzen der Erregung von Fasern desselben Nerven oder des Trigeminus ihren Ursprung verdanken. Welche Augenmuskeln ihre motorischen (und sensibeln?) Nerven vom Oculomotorius beziehen, ist aus der Anatomie hinlänglich bekannt; von der Versorgung des Kreismuskels der Iris durch denselben ist bereits die Rede gewesen; die Anastomose zwischen den Wurzeln des Opticus und Oculomotorius, durch welche die reflectorische Uebertragung der Erregung von ersterem auf letzteren vermittelt wird, ist ebenfalls schon beschrieben. Wir haben ferner schon die merkwürdige Association der Contraction des Pupillenverengerers und des inneren geraden Augenmuskels kennen gelernt, welche unzweifelhaft darauf hindeutet, dass die Erregung, welche in den Ursprungszellen der motorischen Fasern des letzteren Muskels hervorgebracht wird, regelmässig auf die Ursprungsapparate der motorischen Fasern des Irismuskels irradiirt. Es müssen demnach die Zellensysteme beider Faserklassen im innigsten anatomischen Zusammenhange miteinander stehen; dass beide Faserarten aus denselben Zellen entspringen, dürfen wir darum nicht annehmen, weil nicht umgekehrt auch mit der Verengerung der Pupille nothwendig eine Contraction des inneren geraden Augenmuskels verbunden ist. Endlich ist noch auf einen innigen anatomischen Zusammenhang bestimmter einzelner Theile der Wurzeln des rechten und linken Oculomotorius aus der Thatsache zu schliessen, dass beide von diesem Nerven versorgte Pupillenverengerer stets gleichzeitig sich contrahiren und erschlaffen, auch wenn die anregende Ursache dazu nur einseitig vorhanden, wie ebenfalls schon erörtert ist. Höchst wahrscheinlich wird dieser Zusammenhang durch Commissurenfasern zwischen entsprechenden Ganglienzellen beider Seiten, wie bei den motorischen Zellen des Rückenmarks, zu Stande gebracht. KOELLIKER verfolgte die Fasern des Oculomotorius jederseits bis zur Mittellinie, und glaubt hier eine Kreuzung derselben gesehen zu haben. So wenig sich die Möglichkeit einer Kreuzung in Abrede stellen lässt, so ist doch auch denkbar, dass KOELLIKER eine mittlere Commissur zwischen den beiderseitigen Ursprungszellen für eine Kreuzung der Fasern gehalten hat.

5) Der *nervus trochlearis*. Auch für diesen Augenmuskelnerven sind die Ursprungsstellen im Gehirn ziemlich genau ermittelt. Er entspringt mit zwei Wurzeln, deren eine, die hintere, nach STILLING aus einer Parthie der grauen Substanz am Boden der vierten Hirnhöhle, deren andere von einem ähnlichen grauen Kern unter dem Boden des *aquaeductus Sylvii* stammt. Längst bekannt ist die auf dem vorderen Marksegel stattfindende vollständige Kreuzung der beiderseitigen Nervenstämme, wenn auch dieselbe zuweilen für eine Vereinigung beider in der Mittellinie gehalten worden ist (ED. WEBER).[3] Die Physiologie des

Trochlearis ist kurz. Dass er der Bewegungsnerv des gleichnamigen Muskels ist, ist ausser Zweifel, streitig dagegen, ob er auch sensible Fasern enthält. JACUBOWITSCH und OWSJANNIKOW behaupten es, weil sie auch ihn theils von grossen, theils von kleinen Zellen entspringen sahen.

6) Der *nervus abducens* ist durch die Brücke hindurch bis zu dem Boden der Rautengrube zu einer vor den Markstreifen gelegenen Parthie grauer Substanz verfolgt worden, in welcher er nach STILLING mit dem Facialis zusammenhängen soll. Letzteres ist weder den jetzigen Ansprüchen genügend erwiesen, noch durch physiologische Thatsachen wahrscheinlich gemacht. Für die Frage, ob er neben den motorischen auch sensible Elemente enthält, gilt dasselbe, was beim Trochlearis gesagt wurde.

7) Der *nervus trigeminus*. Dieser Nerv enthält nicht allein motorische und sensible Fasern, sondern auch solche, welche bei gewissen Secretionsprocessen eine wesentliche Rolle spielen, und andere, welche auf unbekannte Weise den normalen Gang des Stoffwechsels, die Ernährung gewisser von ihnen versorgter Theile reguliren. Die grösste Menge seiner Fasern bilden die sensibeln, die geringere die motorischen, und diese sind ausschliesslich in der kleinen Wurzel des Nerven enthalten; das Verhältniss der übrigen Fasern ist nicht ermittelt. Was zunächst den Ursprung des Trigeminus betrifft, so ist besonders durch STILLING's sorgfältige Untersuchungen ermittelt, dass die *portio minor* von einer am Boden der Rautengrube unter dem *locus coeruleus* befindlichen Parthie grauer Substanz entspringt, während die Fasern der *portio major* grösstentheils im *corpus restiforme* und *olivare* entstehen. JACUBOWITSCH und OWSJANNIKOW sahen die Fasern der *portio minor* aus grossen, die der *portio major* aus kleinen Ganglienzellen entspringen, und betrachten diesen Befund mit als Hauptstütze für ihre Deutung der grossen Zellen als Bewegungs-, der kleinen als Empfindungsapparate. Es bleibt auch hier noch viel zu thun übrig; es ist mehr als wahrscheinlich, dass die Wurzeln des Trigeminus in mannigfacher Communication mit anderen Nervenwurzeln stehen müssen, allein es fehlt noch jeder anatomische Nachweis für diese aus zahlreichen physiologischen Thatsachen abgeleitete Voraussetzung. Ueber den Ursprung jener der Secretion und Ernährung vorstehenden Fasern des Trigeminus lässt sich als höchst wahrscheinlich angeben, dass dieselben nicht im Gehirn, sondern in den Ganglienzellen des GASSER'schen Knotens, welche wir im Verlauf der *portio major* finden, entstehen, und von hier aus durch andere Ausläufer derselben mittelbar mit dem Hirn communiciren. Es hängt die Frage nach dem Ursprung dieser Fasern so innig mit der Lehre vom Sympathicus zusammen, dass wir auf diese verweisen; die Analogie des Trigeminus mit einem Spinalnerven, insofern er aus einer stärkeren sensibeln und schwachen motorischen Wurzel sich zusammensetzt, und an erstere ein selbstständiges Nervencentralorgan in Gestalt eines Ganglienzellensystems sich anschliesst, liegt auf der Hand.

Die Functionen des Trigeminus haben wir zum Theil nur zu recolligiren, da viele in früheren Kapiteln schon zur Sprache gekommen

sind. Man hat zur Erforschung derselben schon seit langer Zeit die Durchschneidung seines Stammes innerhalb der Schädelhöhle am lebenden Thiere angewendet. Fodera war der Erste, welcher diese Operation ausführte; später ist sie von Magendie, Herbert-Mayo, besonders Longet, welcher ein eigenes Instrument dazu angegeben hat,[6] und neuerdings von verschiedenen Experimentatoren, besonders Budge, weiter ausgebeutet worden. Ausserdem hat man auch durch Application von Reizen auf die blossgelegten Wurzeln des Trigeminus deren Bestimmungen zu ermitteln gesucht.

Der Trigeminus ist der wesentliche Gefühlsnerv des Kopfes. Seine sensibeln Fasern versorgen die ganze Gesichtsfläche, die Augenhöhle, die Nasenhöhle, die Mundschleimhaut, die Zunge, den Gaumen, die Zähne, die Vorderfläche des äusseren Ohres, den äusseren Gehörgang, vermitteln daher die Empfindlichkeit und den Tastsinn dieser Theile. Von der ausserordentlichen Feinheit des Tastsinnes der Zungenspitze, von der Wichtigkeit der Zähne als mittelbarer Tastorgane beim Kauen ist früher die Rede gewesen. Erwiese sich als richtig, dass die Augenmuskeln ihre sensibeln Fasern vom Trigeminus bezögen, so müssten wir ihnen auch die Erzeugung der vielbesprochenen Augenmuskelgefühle zuschreiben. Wir haben auch die Leistungen der Nasenschleimhautäste dieses Nerven als Tastempfindungen von den Geruchsempfindungen sondern gelehrt. Der leichte Eintritt der complicirten Contractionen aller Respirationsmuskeln als Reflexe auf Reizung der Enden dieser Fasern ist eine der Thatsachen, welche eine anatomische Communication der Ursprungsorgane des Trigeminus mit anderen Innervationsheerden beweisen. Dass der Zungenast desselben höchst wahrscheinlich nicht Geschmacksnerv ist, wie so vielfach behauptet worden ist, haben wir ebenfalls nachzuweisen gesucht; es scheint unzweifelhaft, dass alle seine sensibeln Fasern der Beschaffenheit ihrer peripherischen und centralen Endorgane zufolge ausschliesslich zur Production von Tastempfindungen und Gemeingefühlen befähigt sind. Früher ist gar behauptet worden, dass der Trigeminus auch an der Entstehung der Gesichts-, Geruchs- und Gehörsempfindungen Theil habe. Man zog diesen voreiligen Schluss aus pathologischen Beobachtungen oder experimentellen Erfahrungen, indem man zuweilen nach Entartung oder Durchschneidung des Nerven Verlust jener Sinne eintreten sah, oder aus vergleichenden anatomischen Thatsachen, indem bei einzelnen höheren und niederen Thieren die fraglichen Sinnesnerven als Aeste des Trigeminus betrachtet werden. Erstere Beweisgründe sind entschieden irrig, der Verlust jener Sinne nach Verletzungen des Trigeminus ist ausschliesslich die Folge der gestörten Ernährung der betreffenden Sinnesorgane, welche vom Trigeminus abhängig ist. Auf die vergleichenden anatomischen Thatsachen können wir hier nicht weiter eingehen, bemerken nur, dass dieselben theils streitig sind, theils nicht das Mindeste für den Menschen und alle diejenigen Thiere beweisen, bei welchen gesonderte Sinnesnerven für Geruch etc. vorhanden sind. Ausführlich und trefflich hat Longet die ganze Streitfrage beleuchtet, jetzt ist sie als solche nicht mehr zu betrachten.

Die motorischen Fasern des Trigeminus gehen, wie die Anatomie lehrt, zu folgenden Kaumuskeln: *m. masseter, temporalis, pterygoidei, mylohyoideus, digastricus anterior, tensor palati mollis*, nach Einigen auch zum *tensor tympani*. Von dem motorischen Einfluss des Trigeminus auf die Muskeln der Iris ist bereits beim Gesichtssinn die Rede gewesen; es bedürfen indessen Budge's Beobachtungen hierüber noch einer Revision durch weitere Versuche.

Der Trigeminus enthält ferner Fasern, deren Erregungszustand den Absonderungsprocess in gewissen Drüsen, erwiesenermaassen in der Parotis, der Submaxillardrüse und den Thränendrüsen hervorruft. Die schönen Beobachtungen, durch welche Ludwig diese wunderbare Aeusserung der Nerventhätigkeit erwiesen, sind schon oben pag. 160 besprochen.[7] Eine Erklärung müssen wir hier wie dort schuldig bleiben, wir haben nur die negative Gewissheit, dass die auf Erregung der Drüsennerven eintretende Absonderung nicht der Effect einer Erregung motorischer Fasern ist, welche durch ihre Einwirkung auf die Drüsenmuskeln eine mechanische Auspressung des bereits abgesonderten Speichels hervorbrächten, und sonst nichts als Vermuthungen sehr unbestimmter Art. Wir wissen weder, worauf zunächst der erregte Nerv wirkt, noch worin diese Einwirkung besteht. Ludwig vermuthet, dass der Nerv irgend eine Aenderung in den physikalischen Eigenschaften der absondernden Membran erzeuge, durch welche dieselbe befähigt werde, gerade jene specifische Stoffmischung, welche das Drüsensecret constituirt, durch sich hindurchzulassen. Worin soll diese Aenderung bestehen? Seitdem mit grosser Wahrscheinlichkeit dargethan ist, dass die Nervenerregung ein sich fortpflanzender Molecularvorgang ist, welcher durch die elektromotorischen Kräfte der Nervenmolekeln bedingt wird, muss natürlich an die naheliegende Möglichkeit gedacht werden, dass die Wirkung des erregten Nerven auf die Drüse ebenfalls in einem elektrischen Einfluss bestehe, dass vielleicht die elektrischen Nervenkräfte eine chemische Umsetzung hervorbringen, welche den nächsten Anstoss zum Uebertritt bestimmter Stoffe in die Drüsenbläschen giebt. Schlossberger[8] weist darauf hin, dass man auch an eine chemische Alteration der Drüsenmembran oder der sie umspülenden thierischen Flüssigkeit, welche durch den nach aussen sich fortpflanzenden chemischen Umsetzungsprocess in der thätigen Nervenfaser hervorgebracht werde, denken könne, dass vielleicht die in Umsetzung begriffene Nervenmaterie nach Art eines Fermentes auf jene Drüsenflüssigkeit umsetzend wirke. Als eine dritte Vermuthung ist die von Koelliker anzuführen, dass das Galvanisiren der Drüsennerven eine Erschlaffung der Drüsengefässe und dadurch secundär vermehrten Austritt von Stoffen aus ihnen erzeuge. Keine dieser Hypothesen ist näher zu begründen; am wenigsten plausibel dünkt mir die letzte, weil die Voraussetzungen, auf welchen sie fusst, die Annahme eines Gefässtonus und die Existenz erschlaffender neben motorischen Gefässnerven selbst äusserst unsicher sind. Die Dunkelheit, welche über dem Wesen der secretorischen Wirkung der Nerven liegt, ist dieselbe, welche die motorischen und

sensibeln Thätigkeitsäusserungen beherrscht, und findet ebenso ihren Grund in der Unkenntniss des allen Nervenactionen zu Grunde liegenden Vorganges im erregten Nerven. Gelingt uns ein Blick des Verständnisses in diesen, so ist vielleicht mit einem Schlage das Wesen aller seiner Wirkungen beleuchtet.

Wir haben oben gesehen, dass die Speichelsecretion meist auf reflectorischem Wege hervorgerufen wird, und zwar, dass der *nervus glossopharyngeus* (LUDWIG und RAHN) der centripetale Leiter ist, welcher mittelbar die Erregung der Drüsennerven auslöst. Nach unserer Ansicht von dem Hergange aller reflectorischen Uebertragung müssen wir eine Fasercommunication dieses Nerven mit den Drüsennerven im Hirn voraussetzen; die fraglichen Verbindungsröhren zwischen den Ursprungszellen des Glossopharyngeus und denen der Absonderungsnerven der Speicheldrüsen sind aber direct nicht nachgewiesen. Dasselbe gilt von der Thränensecretion, welche ebenfalls meist als Reflexerscheinung, und zwar zum Theil auf Erregung von Fasern des Trigeminus selbst, wie bei Reizung der Nasenschleimhaut oder der Conjunctiva, eintritt.[9]

Endlich ist noch die Thätigkeit der Fasern des Trigeminus zu besprechen, welche der Ernährung der von ihnen versorgten Gebilde vorstehen. Der Beweis, dass ein solcher Einfluss auf die Processe der Ernährung von den Nervenfasern wirklich ausgeübt wird, ist mit Sicherheit geführt. Durchschneidet man den Trigeminus, trennt man also seine Fasern von ihren centralen Endapparaten, so treten mannigfache auffallende und intensive Ernährungsstörungen in seinem peripherischen Endigungsbezirk ein, die beträchtlichsten im Auge. Dieselben sind sorgfältig von HERBERT-MAYO, MAGENDIE und LONGET beobachtet. Sehr schnell nach der Operation beginnt die Hornhaut sich zu trüben, wird alabasterweiss und geht in Verschwärung über, es tritt eine stark eitrige Entzündung der Conjunctiva ein, bald entzündet sich auch die Iris, bedeckt sich mit Pseudomembranen; endlich brechen die Hornhautgeschwüre durch, das Auge fliesst aus und geht völlig zu Grunde. LONGET hebt hervor, dass an dieser Entartung des Auges Glaskörper und Krystalllinse nicht Theil nehmen, sondern stets vollkommen durchsichtig bleiben; dass ferner die Thränenabsonderung zwar vermindert, aber nicht völlig aufgehoben werde. Auch in der Nasenschleimhaut treten nach Durchschneidung des Trigeminus ähnliche Veränderungen ein, sie entzündet sich, treibt schwammig auf, und entartet durchaus. Dass eine solche Degeneration das Geruchsvermögen aufhebt, ist ebenso begreiflich, als der Verlust des Gesichtssinnes bei obiger Zerstörung des Auges, um so mehr, seitdem durch ECKHARD und ECKER ziemlich sicher erwiesen ist, dass die Epithelzellen der *regio olfactoria* die peripherischen Endorgane der Olfactoriusfasern sind, deren Normalzustand daher *conditio sine qua non* für die Möglichkeit einer erregenden Einwirkung der Riechstoffe auf den Riechnerven ist. Weniger genau sind die Folgen der Durchschneidung für das Ohr studirt; nach einigen Angaben treten Veränderungen im äusseren Ohr ein, dessen Schmalzabsonderung ebenfalls vom Trigeminus abhängen soll; über consecutive Störungen im inneren Gehörorgan ist nichts Be-

stimmtes ermittelt. Die Zungen- und Mundschleimhaut wird nach der Operation weniger auffällig alterirt.

Bereits Magendie hatte gefunden, dass die beschriebenen Ernährungsstörungen, welche bei Durchschneidung des Trigeminus in der Höhe des Gasser'schen Knotens besonders am Auge eintreten, sich kaum zeigen, wenn man den Nerv jenseits des Knotens seinem Ursprunge näher durchschneidet. Longet bestätigt die volle Richtigkeit dieser Beobachtung. Es ist hieraus der schon angedeutete Schluss zu ziehen, dass die fraglichen Ernährungsfasern ihr Centralorgan in dem Knoten selbst haben, nicht jenseits desselben mit dem Stamm des Trigeminus in das Hirn selbst eintreten, demnach eigentlich nicht zum Cerebrospinalsystem, sondern zum System des Sympathicus gehören. Ueber das Wesen ihrer Thätigkeit wissen wir gar nichts, es lassen sich höchstens ähnliche allgemeine Vermuthungen wie für die nahe verwandten, oder richtiger functionell zugehörigen Secretionsnerven aufstellen. Wir verweisen auf das Kapitel vom Sympathicus.

8) Der *nervus facialis*. Der *nervus facialis* ist zwar hauptsächlich motorisch, enthält aber doch unzweifelhaft auch Fasern anderer Function, insofern er mit dem Trigeminus das Vermögen theilt, durch seine Erregung die Secretion in der Parotis und Submaxillardrüse einzuleiten. Dass er von Ursprung an sensible Fasern beigemengt enthalte, wird von den Meisten nach den Resultaten experimenteller Prüfung und pathologischer Beobachtung in Abrede gestellt, während er sicher solche vom Trigeminus zugeführt erhält. Nach seinem Austritt aus dem *foramen stylomastoideum* erzeugt er bei der Durchschneidung deutliche Schmerzempfindung, sobald nicht gleichzeitig der Trigeminus gelähmt ist. Jacubowitsch und Owsjannikow betrachten ihn als von Anfang an gemischt, weil sie ihn theils von grossen, theils von kleinen Zellen entspringen sahen. Sein Ursprung ist noch nicht genau beschrieben; Stilling hat seine Fasern bis zum Boden der Rautengrube, zu jener Parthie grauer Substanz, von welcher auch der Abducens entspringt, verfolgt, glaubt aber auch ein Vordringen eines Theils der Fasern bis zur Raphe beobachtet zu haben. Der Antlitznerv versorgt mit motorischen Fasern sämmtliche Muskeln des äusseren Ohres, im inneren den *musculus stapedius*, die Muskeln des Gesichts, den Buccinator, den hinteren Bauch des Digastricus, den Stylohyoideus, Platysmamyoides und wahrscheinlich die Muskeln des weichen Gaumens. Schon früher hatte man bei Thieren Bewegungen des Gaumensegels auf Reizung des Facialis beobachtet, Nuhn bestätigte sie bei einem Enthaupteten.[10]

Von dem Einfluss des Facialis auf die Speichelsecretion ist oben die Rede gewesen; die für die Parotis bestimmten Absonderungsnerven liegen in der Bahn der *chorda tympani*. Ueber den Ursprung dieser Fasern liegen keine Untersuchungen vor, über die Natur ihrer wunderbaren Wirkung gilt das für die gleiche Action des Trigeminus Gesagte.

In Folge der Durchschneidung oder Entartung des Facialis hat man auch Ernährungsstörungen im Auge, obgleich weniger intensive als nach Lähmung des Trigeminus beobachtet. Höchst wahrscheinlich sind die-

selben aber nicht durch das Aufhören eines vom Gesichtsnerven ausgehenden Ernährungseinflusses bedingt, sondern indirecte Folgen der motorischen Lähmung des Orbicularis, indem das continuirliche Freiliegen der Conjunctiva zu Entzündungen in derselben Veranlassung giebt.

9) Der *nervus glossopharyngeus*. Auch dieser Nerv entspringt aus dem verlängerten Mark vom Boden der Rautengrube, dicht über dem *calamus scriptorius;* genauere Data über seinen Ursprung sind noch zu erwarten. Die Frage nach seiner ursprünglichen Zusammensetzung aus functionell verschiedenen Fasern bietet darum grössere Schwierigkeiten, weil der Zungenschlundkopfnerv bekanntlich bald nach seinem Austritt neue Elemente von andersher empfängt, im *ganglion petrosum* mit dem Facialis und Vagus in Verbindung tritt. Man streitet erstens darüber, ob er von Anfang an motorische Fasern beigemengt enthält, oder solche nur vom Facialis oder Accessorius bekommt. J. Mueller suchte für diesen Nerven, wie für den Trigeminus die Analogie mit einem zweiwurzligen Spinalnerven zu erweisen, indem er sich hauptsächlich auf die Sonderung seiner Wurzelfasern in zwei Bündel, von denen das eine bald nach dem Austritt ein Ganglion erhält, stützte. Die Ergebnisse[1] des physiologischen Experiments waren widersprechend. Herbert-Mayo, Debrou, Volkmann, Hein, Biffi und Morganti geben an, bei Reizung des Glossopharyngeus innerhalb der Schädelhöhle, also vor der Vermengung mit den Fasern anderer Nerven, Contractionen des Stylopharyngeus, Constrictor Pharyngis und Glossopalatinus beobachtet zu haben, Longet dagegen hat nicht allein Mueller's anatomische Beweisführung als nicht stichhaltig darzustellen gesucht, sondern behauptet auf das Bestimmteste, bei Wiederholung der genannten Versuche constant negative Resultate erhalten zu haben. Es scheint indessen doch das Unrecht auf Longet's Seite zu sein; die positiven Ergebnisse der neueren Versuche, namentlich von Biffi und Morganti, haben mehr Gewicht als Longet's negative Resultate. Viele Beobachter wollen nach Durchschneidung des Glossopharyngeus das Schlingen erschwert gesehen haben, andere nicht oder nur unmerklich; indessen verdienen diese Versuche, abgesehen von den widersprechenden Ergebnissen, von vornherein kein Zutrauen. Bei den meisten ist keine Bürgschaft vorhanden, ob wirklich der Glossopharyngeus und ob er allein durchschnitten war, ausserdem ist bei Beurtheilung von Erschwerung oder Nichterschwerung des Schlingens dem subjectiven Ermessen ziemlich freier Spielraum gelassen.

Zweitens streitet man über die specielle Function der sensibeln Fasern des Glossopharyngeus, ob dieselben lediglich die Geschmacksempfindungen vermitteln, oder zum Theil auch Tastempfindungen und Gemeingefühle. Die meisten Experimentatoren, welche auf mechanische Reizung des Nerven in der Schädelhöhle Schmerzäusserungen beobachtet haben wollen, bezeichnen dieselben als äusserst gering; Longet sagt nur, das Kneipen des Nerven habe ihm Schmerz zu erregen geschienen, Panizza stellt jedes Schmerzzeichen in Abrede, Biffi und Morganti sprechen von einem sehr verschiedenen Grade der Empfindlichkeit des Schlundastes. Bei den anatomischen Verhältnissen

des Nerven dürfte wohl in Frage kommen, ob beim Kneipen des Glossopharyngeus jede mechanische Reizung anderer sensibler Nerven (Vagus) zu vermeiden sei, ob daher die beobachteten geringen Schmerzzeichen unzweifelhaft auf Rechnung des Zungenschlundkopfnerven selbst zu setzen sind. Andererseits muss die als erwiesen zu betrachtende Endverbreitung eines Theiles seiner Fasern in der Schleimhaut des weichen Gaumens und Schlundkopfes, welche, wie oben erörtert, keinen Geschmackssinn besitzen, für die Existenz von Tastnervenfasern in ihm sprechen, so lange für diese Schleimhautfasern nicht eine andere Quelle dargethan ist.

Ueber die Leistungen des Glossopharyngeus als wahren und einzigen Sinnesnerven für den Geschmack ist bei diesem ausführlich die Rede gewesen, ebenso von den Reflexwirkungen seiner Fasern auf die Absonderungsnerven der Speicheldrüsen. Zu letzteren fügen wir noch hinzu, dass wir nicht nothwendig die Existenz besonderer Reflexfasern für diesen Zweck anzunehmen haben, sondern sehr wohl denkbar ist, dass dieselben Fasern, welche ihre Erregung in den Centralapparaten in eine Geschmacksempfindung umsetzen, von letzteren aus eine Erregung in besonderen Zellenausläufern, die zu den Ursprungszellen der Drüsennerven führen, hervorrufen.

Gänzlich dunkel ist noch die Bedeutung der zahlreichen Ganglien, welche wir im Verlaufe des Glossopharyngeus finden, sowohl des grossen Felsenbeinknotens, als jener schon früher erwähnten mikroskopischen Ganglien, welche an den Zungenästen des Nerven von Remak, Koelliker und Schiff beobachtet sind. Insbesondere sind es letztere, welche grosse Aufmerksamkeit erregt haben. Da es keine Ganglienzellen ohne Faserursprünge giebt, so handelt es sich um die Bestimmung der mit diesen Zellen in Zusammenhang stehenden Fasern. Müssen die Fasern des Glossopharyngeus an ihren peripherischen Enden durch Ganglienzellen durchtreten, um zu ihrer specifischen Action befähigt zu werden, sind diese Zellen als peripherische Endorgane, als Sinnesorgane für den Geschmack zu betrachten, wie wir bei den Fasern des Opticus und Acusticus annehmen müssen? Oder entspringen von diesen Zellen Fasern, welche mit dem Geschmackssinn unmittelbar nichts zu thun haben, sondern nur der Ernährung der Zungenschleimhaut, oder der Secretion der Schleimdrüschen derselben vorstehen? Für letztere Deutung spricht die Beobachtung Remak's, dass auch an den Zungenästen des Trigeminus solche Ganglien sich vorfinden; der Umstand, dass Koelliker sie auch an solchen Aesten fand, die nicht zu Drüsen, sondern nur zu Papillen gehen, widerspricht der Hypothese nicht, dass sie zur Ernährung der Schleimhaut in Beziehung stehen. Ein Beweis ist jetzt für keine der angeführten Möglichkeiten beizubringen. Ebenso müssen erst künftige Untersuchungen entscheiden, ob die Ganglienzellen des Felsenbeinknotens Ursprungsorgane neuer Fasern und von welcher Function, oder ob sie Communicationsorgane für Fasersysteme verschiedenen Ursprungs sind. Dem vom Felsenbeinknoten entspringenden und in der

Schleimhaut der Pauke endigenden *ramus tympanicus* kann man füglich keine andere Function, als eine trophische, zuschreiben.

10) Der *nervus vagus* und *accessorius Willisii*. Die complicirtesten physiologischen Verhältnisse unter allen Hirnnerven zeigt der Vagus mit seinem Beinerv. Was Ursprung [1 2] und Verhältniss beider Nerven zu einander betrifft, so ist zunächst zu bemerken, dass der Grund für ihre Zusammenfassung in der innigen Verschmelzung beider nach ihrem Austritt aus dem Hirn und der dadurch bedingten Unmöglichkeit liegt, von den physiologischen Wirkungen des gemischten Stammes streng die dem einen und dem anderen zugehörigen zu sondern. Man ist indessen noch weiter gegangen, und hat das Verhältniss beider Nerven zu einander als dem einer vorderen und hinteren Spinalnervenwurzel völlig entsprechend aufgefasst, in der Weise, dass der Vagus als die sensible (hintere) mit einem Ganglion versehene Wurzel, der Accessorius dagegen als die motorische (vordere) Wurzel gedeutet wurde (Arnold, Scarpa, Bischoff, Longet). Wir haben schon ähnliche Parallelisirungen bei anderen Hirnnerven, besonders beim Trigeminus, erwähnt; es fragt sich, ob dieselbe für das in Rede stehende Nervenpaar gerechtfertigt ist: Die Antwort kann auf anatomischem Wege, durch Nachweis der Ursprünge beider Nerven von rein motorischen oder rein sensibeln Parthien grauer Substanz, und auf physiologischem Wege, durch Untersuchung der Reizungserfolge an beiden gesucht werden. Man hat zwar in neuerer Zeit besonders auf dem letzteren Wege die Richtigkeit obiger Deutung entschieden zu widerlegen gesucht, allein es scheint doch bei genauerer Prüfung, ohne zu grossen Skepticismus, das Unterlaufen von Täuschungen bei den betreffenden Reizversuchen möglich. Die älteren Versuche von Bischoff und Longet sprechen für die Analogie des Accessorius mit einer vorderen, des Vagus mit einer hinteren Wurzel. Bischoff und Longet fanden vollkommene Lähmung der Kehlkopfmuskeln nach Durchschneidung der Wurzeln des Beinerven bei unversehrt erhaltenem Vagus. Longet sah bei Hunden auf Galvanisiren der gehörig isolirten Wurzeln des Beinerven deutliche Zuckungen im Kehlkopf, Schlund und dem oberen Theile der Speiseröhre eintreten, bei Reizung der Vaguswurzeln dagegen diese Theile bewegungslos bleiben, er sah ferner auf Zerreissung der Wurzeln des Accessorius keine Schmerzäusserungen eintreten, während sein äusserer Ast ausserhalb des Rückenmarkskanals in Folge eingegangener Verbindungen mit hinteren Rückenmarkswurzeln sich als empfindlich erwies. Andere Beobachter dagegen wollen auch auf isolirte Reizung der Vaguswurzeln Contractionen in den Gaumen-, Schlund- und Kehlkopfmuskeln, sowie im Magen beobachtet haben. Diese Widersprüche sind ohne weitere Versuche nicht zu entscheiden, doch scheinen uns Longet's negative Versuche in Betreff der motorischen Wirkung des Vagus so lange von grösserem Gewicht, als bei den gegentheiligen positiven Ergebnissen nicht mit Bestimmtheit Täuschungen in Folge unipolarer Wirkungen und paradoxer Zuckungen ausgeschlossen sind. Auch die anatomische Untersuchung der Ursprünge hat noch keine sicheren zur Lösung der Frage völlig beweiskräftigen Resultate gegeben.

In früherer Zeit hat man sehr viel über die Quellen beider Nerven gestritten, so dass LONGET behauptet, es gäbe keinen Nerven, über dessen Ursprung so viele verschiedene Ansichten aufgestellt sind, als den Beinerv, und keine Stelle des Halsmarkes, an welcher nicht irgend Jemand seinen Ursprung gesucht habe. Nach neueren Beobachtungen ist indessen unzweifelhaft, dass die Wurzeln des Beinerven rückwärts durch die Seitenstränge bis zu der grauen Substanz der Vorderhörner des Markes verfolgt werden können. Nach KOELLIKER treten die Fasern hier ohne Communication durch die grossen multipolaren Ganglienzellen hindurch, um in der vorderen Commissur, welche er als Kreuzung der motorischen Fasern betrachtet, zur entgegengesetzten Markhälfte überzutreten. Es scheint indessen viel richtiger, für die Fasern des Beinerven dasselbe Verhalten, welches für alle motorischen Spinalnerven oben nachgewiesen wurde, anzunehmen, d. i. Endigung in den multipolaren Ganglienzellen derselben Seite, und nur mittelbare Communication mit der anderen Seite durch die Anastomosenfasern der beiderseitigen Ganglienzellen. Eben diese Endigung spricht ganz entschieden für die motorische Natur des Beinerven, allein nach STILLING und KOELLIKER zeigen die obersten Wurzelfädchen ein anderes Verhalten, indem sie in der *medulla oblongata* in diejenige Parthie grauer Substanz eintreten, welche mit Recht als Fortsetzung der Hinterhörner der grauen Rückenmarkssubstanz, in welche die sensibeln Spinalnerven sich begeben, betrachtet wird. Es gehen nämlich diese obersten Wurzeln durch die *corpora restiformia* in jene durch kleine Ganglienzellen ausgezeichnete graue Substanz, welche unterhalb der Rautengrube liegt, und an den Seiten der *alae cinereae* beiderseits nach aussen tritt. Gehören diese Wurzeln wirklich zum Accessorius und nicht zum Vagus, was des innigen Anschlusses der obersten Beinervenwurzeln an die unteren Vaguswurzeln wegen nicht unmöglich wäre, so müssen wir auch den Accessorius als einen gemischten Nerven betrachten; die von LONGET beobachtete Unempfindlichkeit des Nerven wäre insofern kein Einwand, als LONGET eben nur die von den Seitensträngen kommenden Wurzelfäden dem Accessorius zuschreibt, und nur auf diese die mechanischen Reize zu erstrecken sich bemühte. Die Wurzeln des Vagus verhalten sich wie die fraglichen oberen Beinervenwurzeln, sie sind mit Sicherheit bis zu dem Boden der Rautengrube in die *alae cinereae* verfolgt, in deren kleineren Ganglienzellen sie ihre nächsten Endapparate zu finden scheinen. Ueber die auch hier durch physiologische Thatsachen postulirten mannigfachen weiteren Anastomosen der Vagusfasern, den Zusammenhang seiner Ursprungszellen mit anderen Innervationsheerden hat die mikroskopische Anatomie noch keinerlei directe Aufschlüsse gebracht. Ebenso sind im Interesse der Physiologie genaue mikroskopische Untersuchungen der Textur des Vagusganglions dringend erforderlich.

Bei der folgenden Betrachtung der physiologischen Functionen halten wir uns an den aus beiden Nerven gemischten Stamm des Vagus am Halse, da eine gesonderte Durchführung der Physiologie beider Componenten desselben zur Zeit unmöglich ist. Ausser den motorischen

Fasern der Muskeln des weichen Gaumens, des Rachens, der Speiseröhre, des Magens, des Kehlkopfes, der Trachea und Bronchien, des *musculus sterno-cleidomastoideus* und *cucullaris* (letztere beiden entschieden vom Accessorius versorgt), ausser den sensibeln Fasern des Schlundes, der Speiseröhre, des Magens, der Respirationsorgane enthält der Vagus Fasern von eigenthümlichen Functionen, welche eine wichtige, leider aber noch sehr räthselhafte Rolle im Mechanismus der Herz- und Respirationsbewegungen, sowie bei den Vorgängen der Verdauung und Ernährung spielen.

Einfluss des *nervus vagus* auf die Herzbewegungen.[1 3] Die Einwirkung des Vagus auf die Herzmuskeln besteht darin, dass er den Rhythmus ihrer Contractionen bestimmt, indem er in seinem Erregungszustande die motorische Einwirkung, durch welche andere Nervenapparate die Herzmuskeln zur Contraction veranlassen, periodisch unterbricht. Diese Action des Vagus ist demnach der motorischen Nervenwirkung geradezu entgegengesetzt, eine bewegungsaufhebende, lähmende. Den ersten Nachweis dieser Thatsachen verdanken wir Ed. Weber's trefflichen Untersuchungen. Derselbe fand zunächst, dass Einwirkung eines unterbrochenen elektrischen Stromes, sobald derselbe durch die *medulla oblongata* geht, das Herz nach wenigen Pulsationen zum völligen Stillstand bringt, dass dieser Stillstand fortdauert, bis durch die anhaltende Tetanisirung eine Erschöpfung oder Vernichtung der Erregbarkeit der sogleich zu erörternden Nervenbahnen herbeigeführt ist, worauf das Herz trotz der Fortdauer der Reizung allmälig wieder zu pulsiren beginnt, bis seine Schläge wieder den normalen Rhythmus erreicht haben. Weiter stellte Weber fest, dass dasjenige Gebiet des Gehirns, dessen elektrische Erregung den hemmenden Einfluss auf die Herzbewegung ausübt, die *medulla oblongata* von den hinteren Enden der Vierhügel bis zum Ende des *calamus scriptorius* umfasst. Die wichtigste Entdeckung indessen war die, dass die *nervi vagi* die Bahnen bilden, durch welche die gereizte *medulla oblongata* den hemmenden Einfluss zum Herzen leitet. Legte Weber beide Vagi am Halse des Frosches bloss, durchschnitt sie und galvanisirte ihre peripherischen Enden, so stand das Herz nach wenigen Schlägen im Zustand der Diastole, also mit erschlafften Muskelfasern still. Weber fand die Galvanisirung nur eines Vagus wirkungslos, spätere Beobachter haben jedoch erwiesen, dass es auch gelingt, durch Reizung eines Vagus die Herzschläge beträchtlich zu verlangsamen, und unter Umständen völligen Stillstand zu erzielen. Weber bestätigte diese am Frosch gemachten Beobachtungen an Katzen, Hunden, Kaninchen, Vögeln und Fischen, und widerlegte zugleich den möglichen Verdacht, dass die Hemmung der Herzthätigkeit beim Galvanisiren der Vagi eine Folge der Fortleitung des erregenden Stromes selbst zum Herzen, oder zum *nervus sympathicus* sei, durch schlagende Versuche. Als späterer wichtiger Zusatz zu dieser Widerlegung ist die Beobachtung anzuführen, dass auch nicht elektrische Reizung, z. B. Eintauchen der durchschnittenen Vagusenden in Kochsalzlösung, den gleichen Erfolg hat;

es ist ferner anzuführen, dass nach Umschnürung der Vagi mit festen Ligaturen, oder Durchschneidung derselben, Reizung der *medulla oblongata* oder der Vagi oberhalb der Ligatur das Herz nicht mehr zum Stillstand bringt (STANNIUS). Es steht demnach unzweifelhaft fest, dass der Erregungszustand der zum Herzen gehenden Fasern des Vagus den lähmenden Einfluss auf dessen Muskelfasern ausübt. Es zeigt sich daher auch diese Wirkung von den bekannten Gesetzen der Nerven-Erregbarkeit und Erregung insofern abhängig, als innerhalb gewisser Gränzen die Intensität des Erfolges von der Dichtigkeit des erregenden Stromes abhängt, indem bei schwächeren Strömen nur eine Verlangsamung der Herzschläge, bei stärkeren völliger Stillstand eintritt, als ferner die mit der Dauer der Erregung steigende Ermüdung des Nerven und die hierdurch bedingte zunehmende Herabsetzung der Erregungsintensität die Wirkung des Reizes mit der Dauer desselben herabsetzt, so dass das stillstehende Herz nach einiger Zeit trotz fortgesetzten Galvanisirens wieder zu schlagen beginnt, und endlich keine Verkürzung der Pausen zwischen den Einzelcontractionen mehr bemerkbar ist. Es stimmt hiermit auch die Thatsache, dass man die Dauer des Stillstandes verlängern kann, wenn man die eine Elektrode über den Nerven verschiebt und so immer neue durch den Strom noch nicht erschöpfte Nervenstücke der Erregung aussetzt. Hört man zu galvanisiren auf, bevor völlige Ermüdung eingetreten ist, so beginnt nicht unmittelbar nach dem Aufhören das Herz im normalen Rhythmus zu schlagen. Nach WEBER u. A. ist eine Nachwirkung der Reizung in den längeren Pausen zwischen den ersten Schlägen zu beobachten. Nach R. WAGNER's früherer Angabe dagegen soll umgekehrt bei allen Wirbelthieren das Herz constant nach Entfernung der Elektroden rascher schlagen, ehe es den normalen Rhythmus wieder erlangt. Dies ist ein merkwürdiger Widerspruch; an Fröschen habe ich die WEBER'sche Ansicht bestätigt gesehen.

Die Frage nach dem Wesen dieser lähmenden Wirkung eines Nerven auf den Muskel, in welchem er seine peripherischen Enden verbreitet, ist ausserordentlich schwierig, und, wie dies bei dem jetzigen niederen Standpunkte unserer Kenntniss vom Wesen des Nervenerregungsvorganges und seiner Wirkungsweise nach aussen kaum anders zu erwarten war, durchaus noch nicht befriedigend gelöst. Wir können nur im Allgemeinen die Apparate mit höchster Wahrscheinlichkeit bezeichnen, auf welche der erregte Vagus zunächst wirkt, durch welche er mittelbar die Muskelcontraction hemmt. Es darf als ausgemacht betrachtet werden, dass der Vagus zu dem Herzmuskel in einer wesentlich anderen Beziehung steht, als irgend ein motorischer Nerv zu seinem Muskel. Kennen wir auch die Endigungsweise der letzteren nicht, durch welche sie in Stand gesetzt werden, ihre in der Erregung entwickelten Kräfte so nach aussen auf die Substanz der Muskelelemente wirken zu lassen, dass diese sich verkürzen, so müssen wir doch *a priori* dem Vagus eine andere Endigungsart im Herzen zuschreiben, da unmöglich bei gleichem Endverhalten ein Nerv bewegungserregend, der andere bewegungshemmend wirken kann. Es haben allerdings Einige behauptet, der Vagus sei der

motorische Nerv des Herzens, und der Stillstand des letzteren bei seiner Erregung nur Folge der Ueberreizung, der schnellen Erschöpfung durch den Reiz, allein diese Ansicht ist leicht als völlig falsch zu erweisen. Wir sehen, dass das ausgeschnittene Froschherz stundenlang fortschlägt, wir sehen nach Durchschneidung beider Vagi, also nach deren Lostrennung von ihren centralen Apparaten, das Herz schneller als vorher schlagen, beides Thatsachen, die in directem Widerspruch mit dem Verhalten anderer Nervenmuskelapparate stehen; jeder andere Muskel ist gelähmt nach der Trennung seines Nerven vom Hirn oder Rückenmark. Ausserdem müsste, wenn jene Theorie richtig wäre, doch der Erfolg der Reizung des Vagus zunächst eine vermehrte Contraction des Herzens, also entweder eine schnellere Aufeinanderfolge der Schläge, oder ein Stillstand in der Systole sein, bevor der Stillstand in der Diastole als Product der Ueberreizung sich zeigte. Dies ist aber nicht der Fall; der Stillstand oder die Verzögerung der Schläge tritt momentan mit dem Beginn des Tetanisirens ein. Dagegen lässt sich auf anatomischer und physiologischer Basis eine bessere Theorie aufstellen, zu deren Erörterung wir näher auf die functionellen Beziehungen der Nerven des Herzens überhaupt zu seinen Bewegungen eingehen müssen. Der Herzmuskel trägt, wie zuerst Volkmann bestimmt dargethan, seine Nervencentra, in welchen die zur Contraction veranlassende Erregung entsteht und von welchen aus sie durch Nervenfasern zu allen Muskelbündeln geleitet wird, in sich selbst. Die Enden des Vagus sind nicht in der Muskelsubstanz, sondern in diesen Centralapparaten zu suchen, so dass seine Erregung zu letzteren geleitet, in ihnen das Zustandekommen des zuckungserregenden Vorganges beeinträchtigt oder gänzlich hemmt. Die fraglichen Centralapparate sind direct zuerst von Remak aufgefunden in den Anhäufungen von Ganglienzellen, welche an bestimmten Stellen in die Substanz des Herzmuskels eingebettet, mit den eintretenden *ramis cardiacis* des Vagus in anatomischem Zusammenhange stehen. Die Beweise für diese Auffassung der Vaguswirkung, für diese Deutung der Ganglien der Herzsubstanz liegen in folgenden anatomischen und physiologischen Thatsachen, deren Feststellung wir hauptsächlich den Forschungen von Volkmann, Bidder (Rosenberger) und Stannius verdanken. Nach Bidder bilden die beiden *rami cardiaci* des Vagus im Froschherzen unmittelbar nach ihrem Eintritt in die Scheidewand der Vorhöfe einen gangliösen Plexus, eine Verflechtung ihrer Fasern, in welche zahlreiche Ganglienzellen eingebettet sind. Aus diesem Plexus treten gesondert der vordere und hintere Scheidewandnerv hervor, von denen jeder für sich vor seinem Eintritt in den Ventrikel ein Ganglion bildet, und nach seinem Eintritt in den Ventrikel abermals durch einen Haufen von Ganglienzellen tritt, jenseits welcher seine Fasern nicht mehr weit in die Ventrikelsubstanz verfolgt werden können. Es bedarf keiner besonderen Erwähnung, dass die Nervenzellen dieser dreifachen Ganglien nicht apolare sind, sondern Ursprungs- und beziehentlich Insertionsapparate von Nervenfasern darstellen. Sicher und speciell sind zwar die anatomischen Beziehungen der Herznervenzellen zu den Herz-

nervenfasern noch nicht ermittelt, allein es lässt sich doch mit Bestimmtheit sagen, dass die Vagusfasern in solche auf ihrem Wege liegende Zellen sich inseriren, und aus diesen Zellen am entgegengesetzten Pole neue Fasern hervortreten, dass die bewegenden Herzmuskelfasern zunächst aus solchen Ganglienzellen entspringen, dass aber wahrscheinlich in diese Ganglienzellen ausser diesen zwei Faserklassen wenigstens stellenweise noch eine dritte Art von Fasern sich inserirt, welche als Reflexfasern fungiren, und endlich, dass die Ganglienzellen unter sich durch Anastomosen zu Systemen verbunden sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Ganglienzellen des Herzens Centralapparate in demselben Sinne wie die Ganglienzellen des Hirns oder Rückenmarks sind, ihnen also eine der oben erörterten Functionen zukommen muss. Da wir nun wissen, dass das ausgeschnittene Herz im normalen Typus und Rhythmus fortschlägt, dass also weder der Vagus noch der Sympathicus von aussen den motorischen Einfluss zum Herzen leitet, da wir ferner keinen Anhaltepunkt haben, die Herzbewegung als eine reflectorische zu bezeichnen, indem auch das vor jedem äusseren Reiz geschützte und auch das in seinen Höhlen blutleere Herz (HALLER hielt das Blut für den bewegungserzeugenden Reiz) fortschlägt, sind wir dazu genöthigt, den Nervenzellen des Herzens die Function zu vindiciren, „automatisch“ in sich ein Agens zu entwickeln, welches die von ihm entspringenden motorischen Nerven der Herzmuskelbündel in Erregung versetzt. Dass die Ganglienzellen auch die Vermittler von Reflexcontractionen des Herzens, die Uebertragungsorgane der centripetalen Erregung in eine centrifugale der motorischen Nerven sind, dass sie ferner wahrscheinlich auch durch die Bahnen des Sympathicus von aussen her Einflüsse, welche die Herzcontractionen modificiren können, zugeleitet erhalten können, werden wir sehen. R. WAGNER hat neuerdings versucht, den Ganglienzellen, ja den Nerven überhaupt eine wesentliche Rolle bei dem Zustandekommen der Herzbewegung in ihrem normalen Modus und Rhythmus abzusprechen, indem er sich auf die allerdings wunderbare Thatsache stützt, dass das Herz des Embryos sich rhythmisch contrahirt, bevor durch das Mikroskop eine Spur von Nervenelementen in demselben nachzuweisen ist, bevor die Zellen desselben zu wirklichen Muskelfasern entwickelt sind, indem er ferner an die rhythmischen Bewegungen der Wimperchen isolirter Flimmerzellen erinnert. Beide Thatsachen sind jedoch durchaus keine Beweise für die Unabhängigkeit der Contractionen des entwickelten Herzens von Nerven und Nervencentralapparaten. Was das Embryoherz betrifft, so ist abgesehen von der Möglichkeit, dass die ersten Anlagen der Herznerven der Beobachtung entgehen, daran zu denken, dass vielleicht unter den Embryonalzellen, welche den Herzschlauch bilden, bereits solche, die zur Bildung von Nervenelementen bestimmt sind, vorhanden, und in Folge ihrer bereits vorhandenen differenten Beschaffenheit zu den übrigen in Muskelfasern sich umbildenden Zellen sich ebenso verhalten, wie die entwickelten Nervenelemente zu den entwickelten Muskelfasern. Die Flimmerbewegung darf ebensowenig als die Samenfädenbewegung, ja vielleicht

ebensowenig als BROWN'sche Molecularbewegung mit der Muskelbewegung parallelisirt werden, es sind eben Vorgänge *sui generis*.

BIDDER hat, zunächst für das Froschherz, dargethan, dass in demselben zwei functionell verschiedene Nervencentra in jenen räumlich getrennten Ganglienzellengruppen existiren, und zwar ein in den Vorhöfen gelegenes Centrum, welches automatisch die coordinirten rhythmischen Bewegungen der gesammten Herzmuskeln, der Vorhöfe wie der Kammer vermittelt, und ein zweites, in dem Ventrikel dicht an der Vorhofsgränze gelegenes Centrum, welches reflectirte Herzbewegungen auf Reizung der Herzsubstanz zu Stande bringt. Ersteres bilden die im Septum der Vorhöfe auf dem Wege der *rami cardiaci* nachgewiesenen Ganglienzellensysteme, letzteres die im Ventrikel an der Atrioventriculargränze beschriebene Anhäufung von Ganglienzellen. Die ihnen zugewiesene Bedeutung erhellt aus folgenden Versuchen von VOLKMANN, STANNIUS und BIDDER. VOLKMANN beobachtete zuerst, dass, wenn man das Froschherz an der Atrioventriculargränze rasch durchschneidet, häufig das getrennte Atrium rhythmisch fortschlägt, die Kammer dagegen regungslos verharrt, und nur auf mechanische Reize zu einer Contraction veranlasst wird. BIDDER wies nach, dass dieser Erfolg jedesmal eintritt, wenn der Schnitt so geführt wird, dass alle Ganglienmassen des Vorhofsseptum am Vorhof bleiben, der getrennte Ventrikel nur jene zwei an der Vorhofsgränze gelegenen Ganglienmassen behält. Schneidet man tiefer, unterhalb der letzteren, so verliert der Ventrikel auch die Fähigkeit, auf Reize in eine Gesammtcontraction zu gerathen, es zuckt nur die direct gereizte Parthie. Schneidet man höher, so dass ein Theil der Vorhofsganglien am Ventrikel bleibt, so setzt dieser für sich, wie die Vorhöfe, die rhythmischen Contractionen fort. Umschnürt man die Vorhöfe mit einer Ligatur, so setzt nach STANNIUS der oberhalb der Ligatur gelegene Theil der Vorhöfe seine rhythmischen Contractionen fort, der unterhalb gelegene dagegen und der ganze Ventrikel steht im Zustande der Diastole still, wenn man nicht durch Reizung seiner Substanz Contraction hervorruft; hat man die Ligatur an der Gränze zwischen Vorhof und Hohlvenensinus angelegt, so steht das ganze Herz, Vorhof und Kammer, in der Diastole still, legt man aber nun eine zweite Ligatur an der Gränze zwischen Vorhof und Kammer an, so bleibt nach STANNIUS zwar der Vorhof in Ruhe, aber der Ventrikel geräth wieder in rhythmische Zusammenziehungen. Die ersteren Resultate der STANNIUS'schen Versuche sind nach der vorgetragenen Theorie leicht erklärlich. Die Vorhofsganglien, von welchen der motorische Einfluss auf alle unterhalb gelegenen Muskelfasern ausgeht, werden durch die Ligatur in ihrer Function gehemmt; ein scheinbarer Widerspruch dagegen ist das Wiederauftreten von Ventrikelcontractionen nach Anlegung der zweiten Ligatur an der Atrioventriculargränze. Nach den übrigen Thatsachen ist wahrscheinlich, dass eben jene zweite Ligatur doch noch oberhalb der untersten, dicht an der Ventrikelgränze gelegenen Vorhofsganglien angelegt worden ist, warum aber diese gerade durch die Ligatur ihre erregende Thätigkeit für die Ventrikelmuskeln

wiedererhalten haben, ist nicht klar, wenn man nicht annehmen will, dass die Ligatur als sensibler Reiz gewirkt, und dadurch Reflexcontractionen hervorgerufen habe, welche durch die unversehrte Verbindung des Ventrikels mit jenen untersten Vorhofsganglien zu rhythmischen geworden sind. Wenn STANNIUS nur eine Ligatur und diese an der Atrioventriculargränze anlegte, so setzte der Ventrikel für sich und der Vorhof für sich die Schläge fort, allein in verschiedenem Tempo; dies erklärt sich ebenso, wie das gesonderte Fortschlagen beider nach der Durchschneidung des Herzens oberhalb der untersten Vorhofganglien. Die erregten Vagi heben den motorischen Einfluss des im Vorhof gelegenen Centrums der rhythmischen Bewegungen, nicht aber die Thätigkeit des im Ventrikel gelegenen Reflexionscentrums auf. Hat man das Herz durch Galvanisiren der Vagi zum vollkommenen Stillstand in der Diastole gebracht, so erzeugt jede leise mechanische Reizung des Ventrikels noch eine geordnete Contraction aller seiner Muskelfasern. Da eine solche ohne Mitwirkung eines Centrums, genauer gesagt eines anastomosirenden Ganglienzellensystems, welches den Erregungszustand einer sensibeln Faser auf die Motoren aller Muskelfasern überträgt, nicht angenommen werden darf, kann der erregte Vagus auch nicht die Function dieses Centrums hemmen. Die Durchschneidungsversuche weisen dieses Centrum in den genannten Ventricularganglien nach. Reizung der Vorhöfe soll nach BIDDER bei Stillstand des Herzens durch Vaguserregung keine Reflexbewegung erzielen, er spricht daher den Vorhöfen ein Reflexionscentrum ab. Bei intensiver Reizung der Vorhöfe tritt zuweilen eine der gewöhnlichen Herzaction gleiche, am Atrium beginnende und bis zur Ventrikelspitze fortschreitende Contraction ein, welche BIDDER aber nicht als Reflexbewegung, sondern als Erfolg der directen Reizung des rhythmischen Vorhofscentrums deutet, wobei der directe Reiz natürlich die hemmende Einwirkung der Vaguserregung übertäuben muss. Sehr interessant ist der von BIDDER gelieferte Nachweis, dass die Reflexganglien des Ventrikels zur Theilnahme desselben an der vom Vorhof aus erregten allgemeinen Herzcontraction nicht nothwendig sind; er sah auch nach deren Exstirpation keine Aenderung in der Ventrikelcontraction eintreten. Es fragt sich, ob hieraus zu schliessen ist, dass von den Vorhofsganglienzellen aus besondere die Ventricularganglien nicht berührende Nervenbahnen in dem Ventrikel sich ausbreiten, welche den Impuls zur rhythmischen Bewegung auf diesen überleiten, oder ob, wie BIDDER anzunehmen geneigt ist, die netzartige Verbindung der Herzmuskelfasern allein die Uebertragung der Contraction auf die Kammermuskeln vermitteln kann (REMAK). So lange das Fehlen jener übertragenden Nervenbahnen nicht sicher dargethan ist, was sehr schwierig ist, möchten wir der ersteren Annahme unbedingt den Vorzug einräumen.

In diesen Erörterungen liegen hinreichende Beweise für die Richtigkeit der Theorie, dass der Vagus im Erregungszustand lähmend auf die Bewegungscentra des Herzens wirkt, die Entstehung und Fortleitung des in den Ganglienzellen vor sich gehenden Erregungsprocesses inhibirt. Es hat daher in neuerer Zeit diese Theorie ziemlich allgemeine

Geltung erlangt; nur eine Stimme ist dagegen laut geworden. BROWN-SEQUARD[14] hat eine neue ganz eigenthümliche Theorie der Vaguswirkung aufgestellt. Er glaubt Erhöhung des Blutdruckes in den Arterien nach der Section der Vagi beobachtet zu haben, welche später in eine Erniedrigung übergehen soll. Die Erhöhung soll darauf beruhen, dass nach der Vagusdurchschneidung die Herzgefässe sich erweitern, daher mehr mit Kohlensäure sich überladendes Blut führen; dieses kohlensäurereichere Blut soll die Herzmusculatur zu kräftigeren Contractionen anregen und so stärkeren arteriellen Blutdruck bedingen. Die allmälige Erschöpfung der Reizbarkeit soll später zum Sinken des Blutdrucks führen. Galvanisiren der Vagi bringt nach BROWN-SEQUARD den Stillstand des Herzens dadurch hervor, dass die erregten Vagi die Arterien des Herzens verengern, diese daher weniger neues Blut, welches die Herzmusculatur anregen könnte, zuführen. Diese Theorie ruht auf so zweifelhaften Prämissen, wozu besonders die Annahme einer directen Reizung der Herzmuskeln durch das Blut gehört, dass sie sich schwerlich Credit erringen wird. Auch wenn sich die Beobachtung bestätigt, dass der Vagus Verengerung der Herzarterien bewirkt, wie nach PFLUEGER die vorderen Rückenmarkswurzeln, fehlt jeder Schatten von Beweis, dass diese Verengerung die mittelbare Ursache der Lähmung des Herzens ist. Freilich sind wir jetzt gänzlich ausser Stande, die inhibirende Wirkung der erregten Vagi auf die motorischen Herzcentra zu erklären; warum, ist schon zur Genüge hervorgehoben. Als eine Stütze jener Theorie muss es aber angesehen werden, dass mit Sicherheit in anderen Innervationsprovinzen analoge Hemmungswirkungen erregter Nervenfasern nachgewiesen sind. Wir werden unten sehen, dass nach PFLUEGER's Entdeckung der erregte *nervus splanchnicus* die peristaltischen Bewegungen der Därme hemmt, ein Phänomen, welches in vielfacher Beziehung ein vollkommenes Seitenstück zu dem in Rede stehenden ist. Wir haben aber auch eine analoge Wirkung bereits in dem hemmenden Einfluss des vom Hirn ausgehenden Willens auf die Reflexbewegungen (pag. 953), auf deren Analogie schon ED. WEBER hingewiesen hat, kennen gelernt. Wir konnten im Angesicht der neueren Entdeckungen über die Rückenmarksstructur auch bei dieser Erscheinung keine andere Annahme statuiren, als dass der Wille vom Hirn aus die zum Rückenmark gehenden, in den Ursprungszellen der motorischen Wurzelfasern endigenden Leitfasern erregt, und diese Erregung die Durchleitung der von den sensibeln (Reflex-) Fasern kommenden Erregung durch die genannten Zellen zu den motorischen Fasern inhibirt; wir machten uns ein Bild, aber eben nur ein Bild von dieser Wirkung in der Vorstellung zweier sich entgegenstauender Ströme. Es beruht die Hemmung also auch hier auf einer Einwirkung erregter Nerven auf die Ganglienzellen, von welchen motorische Fasern entspringen. Führen solche Analogien begreiflicher Weise auch nicht zu einer Erklärung der Thatsachen, so sind sie doch insofern von grosser Wichtigkeit, als sie die Hemmungswirkungen erregter Nerven als eine verbreitete, wohl begründete Klasse physiologischer Erscheinungen erweisen.

Einfluss des *nervus vagus* auf die Respiration.[15] So sicher eine Betheiligung des Vagus an dem Ablauf der Respirationsvorgänge erwiesen ist, so wenig sind wir auch hier im Stande, dem Wesen seiner Thätigkeit auf den Grund zu sehen. Betrachten wir zunächst die Erscheinungen. Durchschneidet man beide Vagi am Halse, so tritt constant eine beträchtliche Verlangsamung der Athemzüge ein, während die Zahl der Herzschläge umgekehrt sich vermehrt; NASSE sah die Zahl der in einer Minute erfolgenden Athemzüge bei Hunden von 18 auf 5 nach der Operation herabsinken. Galvanisirt man nach der Durchschneidung die peripherischen Enden der Vagi, so ist kein Einfluss auf die Respiration zu bemerken, tetanisirt man dagegen die centralen Stümpfe, so werden die Athemzüge, wie die Herzschläge bei der Reizung der peripherischen Enden, gänzlich sistirt, und zwar steht nach BUDGE, ECKHARD u. A. die Respiration in der Phase der Exspiration, nach TRAUBE, KOELLIKER und H. MUELLER dagegen im Zustande der Inspiration still. Galvanisirt man nur mit schwachen Strömen, so soll nach TRAUBE und ECKHARD eine Vermehrung, nach KOELLIKER und H. MUELLER dagegen eine Verminderung der Zahl der Athemzüge eintreten. Leider geht hieraus hervor, dass sogar über einen Theil der Erscheinungen noch directe Widersprüche in den Angaben verschiedener Beobachter vorhanden sind, und noch dazu betreffen dieselben nicht unwesentliche, sondern gerade diejenigen Thatsachen, welche die hauptsächlichen Unterlagen zu einer Theorie der fraglichen Vagusthätigkeit liefern müssen. Fest steht nur die Sistirung der Athembewegung bei starker Reizung der centralen Vagusenden und die Verlangsamung der Athemzüge nach der Section beider Vagi. Eine weitere Thatsache ist, dass die Section beider Vagi niemals lange überlebt wird, es tritt der Tod zuweilen schon während der Operation in Folge krampfhafter Verschliessung der Glottis durch Erstickung, meist jedoch erst später, bei Kaninchen innerhalb 24 Stunden, bei Hunden nach mehreren Tagen (innerhalb 164 Stunden nach ARNSPERGER) ein. Ueber die unmittelbare Ursache des Todes nach dieser Operation ist viel gestritten worden, man hat sie auf Störung jeder der nachgewiesenen Functionen des herumschweifenden Nerven zurückzuführen gesucht, theils auf die Uebereilung und Erschöpfung des entfesselten Herzens, theils auf die Störung der mechanischen Athmungsprocesse, oder auf gestörte Ernährung der Lungen und dadurch bedingten mangelhaften Gaswechsel, theils endlich auf gestörte Verdauung und dadurch beeinträchtigten allgemeinen Stoffwechsel. Es ist noch immer nicht entschieden, welches dieser Momente den Tod herbeiführe; wahrscheinlich wirken mehrere zusammen, und darunter auch die Respirationsstörungen. Es tritt constant nach der Durchschneidung beider Vagi eine beträchtliche Alteration des Lungengewebes ein, über deren pathologisch-anatomische Natur neuerdings von BILLROTH und ARNSPERGER Untersuchungen angestellt worden sind. Das Lungenparenchym verdichtet und füllt sich mit einem „serös-ödematösen“ Exsudat, es soll Emphysem und endlich Gerinnung des Blutes in den Lungengefässen eintreten.

Eine exacte Interpretation der genannten Erscheinungen der Vagusthätigkeit im Gebiete der Respiration kann noch nicht gegeben werden, da abgesehen von den Widersprüchen in den Beobachtungen auch hier das ungelöste wichtigste Problem der Nervenphysiologie, die Erkenntniss des Erregungsvorganges im Nerven, als Schranke uns entgegentritt. Zu folgenden hypothetischen Betrachtungen berechtigen die Thatsachen. Der Vagus steht ebensowenig zu den Respirationsmuskeln in dem directen anatomischen Verhältniss eines motorischen Nerven, als zu dem Herzmuskel, sein Einfluss auf dieselben ist ebenfalls ein mittelbarer, durch das direct von ihm afficirte Centralorgan der Athembewegungen vermittelter. Dieses Centralorgan liegt in der Medulla oblongata, und steht hier in anatomischer Communication mit den Wurzeln des Vagus. Eine relativ sehr kleine Parthie grauer Substanz, nach FLOURENS[1 6] in der Spitze des *calamus scriptorius* gelegen, und von ihm *point* oder *noeud vital* genannt, beherrscht das grosse zusammengesetzte System der Respirationsmuskeln, eine Thatsache, welche uns nach dem histiologischen Nachweis der Ganglienzellensysteme und deren Beziehungen nicht mehr so wunderbar als früher erscheint. Das Centrum der Athembewegung ist ein Ganglienzellensystem, in welchem, wie in dem entsprechenden System im Herzmuskel, fortwährend „automatisch" ein Erregungsprocess erzeugt wird, welcher durch die von dem System auslaufenden Nervenbahnen zu den motorischen Nerven der Athmungsmuskeln, zunächst zu den Ganglienzellen und Zellensystemen, von welchen diese entspringen, geleitet wird. Die von diesem Centrum aus hervorgerufenen Bewegungen sind wiederum den Herzbewegungen analog, rhythmische, und zwar haben wir auch hier eine active Contraction der Inspirationsmuskeln, gefolgt von einer Pause der Erschlaffung derselben, während welcher, wie wir gesehen haben, passiv die Exspiration durch die elastischen Kräfte der expandirten Lungen, der torquirten Rippenknorpel, der comprimirten Unterleibseingeweide u. s. w. erfolgt. Allerdings giebt es auch eine active Exspiration, ein grosses System von Exspirationsmuskeln, welche die Inspirationsmuskeln in ihrer Thätigkeit ablösen können; allein das gewöhnliche ruhige Athmen besteht nicht in einer alternirenden Contraction dieser antagonistischen Muskelgruppen, sondern lediglich in einer rhythmisch unterbrochenen Thätigkeit der Inspiratoren. Die Exspiratoren werden hauptsächlich nur verwendet bei plötzlichen, kraftvollen, insbesondere den reflectorischen Exspirationen (Husten, Niesen), und wenn jene die passive Ausathmung bewirkenden Kräfte zu schwach sind, an sich oder im Verhältniss zu einem vorhandenen abnormen Widerstand. Unter gewöhnlichen Verhältnissen werden daher von jenem Centrum aus nur die Inspiratoren rhythmisch innervirt. In welcher Beziehung steht der Vagus zu diesem Centralheerd der Respirationsbewegungen? Ruft er dessen Thätigkeit hervor, löst er etwa auf reflectorischem Wege die Erregung der Inspirationsnerven aus? Oder steht er zu ihrem Centrum in derselben Beziehung wie zu dem Centrum der Herzcontraction, d. h. wirkt er hemmend auf die von dort ausgehende Erregung, und bedingt so die

rhythmische Unterbrechung derselben? Die beträchtliche Verlangsamung der Athembewegungen nach der Durchschneidung beider Vagi scheint keine andere Deutung zuzulassen, als die, dass eine in den peripherischen Enden des Nerven erzeugte und centripetal fortgepflanzte Erregung in der *medulla oblongata* angelangt, mitbedingend auf die von dort ausgehende Erregung der Inspiratoren wirkt, so dass nach Wegfall dieses vom Vagus vermittelten Anstosses die Inspiratorenerregung nur noch in grösseren Intervallen zu Stande kommt. Cessirte die Respiration nach der Vagusdurchschneidung gänzlich, so wäre die nächstliegende Deutung die, dass die Inspiration eine durch periodische centripetale Vaguserregung bedingte einfache Reflexbewegung sei; die Fortdauer der Athembewegungen in gleichem Modus, wenn auch mit herabgesetzter Häufigkeit, beweist dagegen, dass jener Anstoss nicht *conditio sine qua non*, sondern nur mitwirkende Bedingung für die Thätigkeit des Athmungscentrums ist. Damit ist freilich noch nicht erwiesen, dass die Respirationsbewegungen überhaupt nicht reflectorische sind, sondern rein automatische, primär von dem verlängerten Mark erzeugte. Es sind noch andere Nervenbahnen ausser dem Vagus denkbar, welche secundär im *point vital* die centrifugale Erregung auslösen können; lässt sich auch keine mit Bestimmtheit bezeichnen, so deutet doch die mannigfache Abhängigkeit des Rhythmus der Athembewegungen von den Thätigkeiten anderer Theile des Nervensystems und peripherischer Organe auf eine reflectorische Natur derselben hin. Der Beweis für die anregende Wirkung des Vagus muss durch die Reizungsversuche geliefert werden, hier stossen wir aber auf zweideutige Resultate. Die von Traube und Eckhard beobachtete Beschleunigung der Athemzüge bei mässiger Reizung der Vagi kann als Beweis angesehen werden, die gegentheiligen Beobachtungen von Koelliker und Mueller sprechen dagegen; zunächst wäre daher durch weitere Versuche zu ermitteln, worauf diese entgegengesetzten Erfolge beruhen, da an eine Täuschung der einen oder anderen Partei nicht zu denken ist. Die von den letztgenannten Männern beobachtete Verlangsamung der Athemzüge durch Vagusreizung lässt sich auch nicht etwa ohne Weiteres als Argument für eine hemmende Wirkung des Vagus auslegen; es ist eine Vereinigung beider entgegengesetzter Beobachtungen in dem Sinne denkbar, dass in beiden Fällen der erregte Vagus eine vermehrte Thätigkeit des Respirationscentrums bewirkt hat, in dem einen Falle eine öfter wiederkehrende, in dem anderen Falle eine seltnere, aber dafür anhaltendere. Betrachten wir die Erfolge der intensiven Vagusreizung, so ist zwar Stillstand der Athembewegungen unbestritten festgestellt, allein es kommt ausserordentlich viel auf die Entscheidung der Streitfrage an, ob der Stillstand in der Inspiration oder in der Exspiration erfolgt. In ersterem Falle bliebe keine andere Auslegung, als dass der Vagus im intensiven Erregungszustand eine anhaltende tetanische Contraction der Inspiratoren herbeiführt, im zweiten Falle dagegen muss weiter entschieden werden, ob der Stillstand im Zustand activer oder passiver Exspiration erfolgt, ob der erregte Vagus demnach eine tetanische Contraction der

Exspirationsmuskeln, oder eine Lähmung der Inspirationsmuskeln bedingt. Es leuchtet ein, dass an eine exacte Theorie der in Rede stehenden Vagusthätigkeit nicht zu denken ist, bevor diese Widersprüche und Zweideutigkeiten vollständig beseitigt sind.

Gänzlich unbekannt ist der ursächliche Zusammenhang der pathologischen Veränderungen des Lungengewebes mit der Durchschneidung der Vagi, Möglichkeiten giebt es viele. Erkrankt die Lunge in Folge der Durchschneidung solcher in der Bahn des Vagus gelegenen Fasern, welche dem Ernährungsprocess in ihr vorstehen, oder in Folge der Durchschneidung centripetalleitender Fasern, welche reflectorisch gewisse ihre Integrität bedingende Vorgänge auslösen, oder in Folge der veränderten Herzthätigkeit, oder endlich in Folge der gestörten Verdauung und allgemeinen Ernährung, von denen aber letztere selbst wieder Folge der gestörten Lungenfunction sein könnte? Es fehlt uns jeder leitende Faden in diesem Labyrinth. Als wahrscheinlichste Deutung erscheint die rein mechanische, dass der entzündliche Zustand der Lungen dadurch herbeigeführt wird, dass Speichel, Schleim und Speisetheile durch die in Folge der Vagusdurchschneidung nicht mehr schliessende Stimmritze in die Trachea und Bronchien eindringen.[17]

Einfluss des *nervus vagus* auf die Verdauung und den Stoffwechsel. In diesem Gebiete der Vagusthätigkeit steht die Physiologie noch mehr auf unsicherem Boden als in den vorhergehenden, es fehlt hier sogar an durchsichtigen, sicher festgestellten Thatsachen; manche früher als ausgemacht betrachtete Thatsache ist neuerdings mindestens zweifelhaft gemacht worden.[18]

Der Vagus trägt unzweifelhaft motorische Fasern zu den Muskeln des Magens, Reizung desselben am Halse ruft peristaltische Bewegungen des Magens hervor. Allein abgesehen davon, dass dieser Versuch nicht immer gelingt, scheinen Magenbewegungen doch auch nach Durchschneidung des Vagus am Halse zu Stande zu kommen; Bidder und Schmidt schliessen dies aus der auch nach dieser Operation beobachteten Ueberführung der Speisen aus dem Magen in den Zwölffingerdarm. Dass im Vagus sensible Fasern des Magens vorhanden sind, ist weniger zweifelhaft, als dass diese Fasern die specifischen Gemeingefühle des Hungers und Durstes vermitteln, wie vielfach behauptet worden ist. Bidder und Schmidt sahen Hunde nach der Durchschneidung beider Vagi Speisen und Getränke mit noch grösserer Gier als gewöhnlich verschlucken; da das Genossene wegen Lähmung des Oesophagus nicht in den Magen gelangte, versuchten sie das Schlucken des Erbrochenen immer und immer wieder. Allgemein schrieb man vor einiger Zeit dem Vagus die Function zu, der Secretion des normalen, sauren, verdauungskräftigen Labsaftes vorzustehen. Wir haben schon pag. 166 erörtert, dass die Beobachtungen, auf welche diese Behauptung sich stützt, neuerdings durch Bidder und Schmidt als irrig widerlegt sind. Auch nach Durchschneidung beider Vagi wird ein saurer, Albuminate in Peptone verwandelnder Magensaft abgesondert, qualitative und quantitative Alterationen der Secretion sind als Folgen anderweitiger Wirkungen der Operation,

also als indirecte Effecte derselben nachgewiesen. So rührt z. B. die meistens eintretende beträchtliche Herabsetzung der Quantität des Secrets davon her, dass die verschluckten Speisen und Getränke durch den gelähmten Oesophagus nicht in den Magen geschafft werden, und somit Reiz und Material zur Bildung des Secretes mangelt. Es steigt die Quantität des Secretes, wenn man durch Fisteln Wasser in den Magen injicirt hat, wodurch zugleich auch der im spärlichen Secret verminderte Säuregehalt wieder erhöht wird. Stände der Vagus zu den Magensaftdrüsen in demselben Verhältniss, wie der Trigeminus und Facialis zu den Speicheldrüsen, so müsste, wie bei letzteren, durch Galvanisiren der Vagi eine reichliche Secretion herbeizuführen sein. Freilich muss bei allen diesen Versuchen eine Möglichkeit offen gelassen werden, auf welche VOLKMANN hingewiesen hat: es können die secretorischen Nerven des Magens unterhalb der Durchschneidungsstelle am Halse in die Bahn des Vagus übertreten. Liesse sich dies erweisen, so dürfte man aber auch füglich die fraglichen Fasern nicht als Vagusfasern bezeichnen, sondern müsste sie zum System des Sympathicus rechnen; wie wohl strenggenommen ebenso die Speichelnerven, wenn sie ausserhalb des Gehirns von Ganglienzellen entspringen, dem Sympathicus zugehören, ihre Function nicht zu den Hirnwirkungen gezählt werden darf.

Von der vermeintlichen Thätigkeit des Vagus bei der Zuckerbildung in der Leber werden wir unten handeln.

Nach der Durchschneidung der Vagi treten, wie bereits erwähnt, beträchtliche Störungen in der allgemeinen Ernährung ein, bei Durchschneidung beider Nerven erfolgt der Tod früher, ehe die fraglichen Störungen ausgeprägt sind. NASSE sah nach Durchschneidung nur eines Vagus bei Hunden constant beträchtliche Abmagerung eintreten, das Blut ärmer an Zellen, reicher an Albumin und Wasser werden, die Verdauung schlechter von Statten gehen, mehr unverdaute Nahrungsstoffe mit den Excrementen abgehen, dafür weniger Harnstoff, als Product umgesetzter Albuminate, durch die Nieren ausgeschieden werden. Wir wissen nichts über die Art des ursächlichen Zusammenhanges dieser Störungen mit der Trennung der Vagusfasern von ihren Centralorganen, wir wissen nicht, von welchen directen Wirkungen der Vagusdurchschneidung alle jene Störungen als secundäre Folgen abzuleiten sind.

11) Der *nervus hypoglossus*, der Bewegungsnerv der Zunge, entspringt ebenfalls vom Boden der Rautengrube aus einer besonderen Anhäufung grosser multipolarer Ganglienzellen, welche STILLING als Hypoglossuskern beschrieben hat. Nach KOELLIKER sollen sich die Wurzeln beider Seiten vollkommen kreuzen, so dass der linke Hypoglossus von der rechten Seitenhälfte des verlängerten Markes entspringt, und umgekehrt.

Die Reizungsversuche [19] haben ergeben, dass der Hypoglossus von Haus aus rein motorisch ist, erst ausserhalb der Schädelhöhle sensible Fasern, wahrscheinlich aus dem Halsgeflecht erhält. LONGET sah keine Schmerzzeichen bei mechanischen Verletzungen der Wurzelfäden des

Nerven eintreten, während seine Durchschneidung oberhalb des grossen Zungenbeinhornes constant heftige Schmerzen erzeugt nach übereinstimmenden Angaben von LONGET, HERBERT-MAYO und MAGENDIE. An dem Tastsinn und Gemeingefühl der Zunge hat indessen der Hypoglossus keinen Theil, ebensowenig, wie mehrfach erwähnt, am Geschmackssinn.

[1] Die umfassendste Darstellung der Anatomie und Physiologie der Hirnnerven giebt LONGET a. a. O. Bd. II. pag. 1—426, allein freilich genügt diese für ihre Zeit vortreffliche Darstellung nicht mehr dem jetzigen Standpunkte der Wissenschaft, wie aus dem Text hervorgeht. Aus noch früherer Zeit datiren VALENTIN's Arbeiten, s. dessen *Hirn- und Nervenlehre*, Leipzig 1841. Die genauesten, später fast durchgängig bestätigten, nur noch weiter verfolgten Untersuchungen über die Ursprünge der Hirnnerven verdanken wir STILLING, *über die medulla oblongata*, Erlangen 1843, *über den Bau der* VAROLI'*schen Brücke*, Jena 1846; ausserdem verweisen wir besonders auf KOELLIKER's Darstellung seiner eigenen und fremder Untersuchungen in seiner *mikroskop. Anatomie und Gewebelehre*. Mehr fragmentarische Arbeiten von besonderer Wichtigkeit sind die von ED. WEBER, WAGNER's *Hdwrtrbch.* Art.: *Muskelbewegung*, und von JACUBOWITSCH und OWSJANNIKOW a. a. O. Die specielle Literatur findet sich in den genannten Hauptwerken. Zur Anatomie des ersten Hirnnervenpaares müssen wir hier einen kurzen Nachtrag zur früheren Darstellung seines peripherischen Endverhaltens (pag. 631) geben. Es ist in neuester Zeit durch die Forschungen von ECKHARD (*Beiträge zur Anat. u. Phys.* 1. Heft, Giessen 1855) und A. ECKER (*Ber. d. Verh. der naturw. Ges. in Freiburg i. B.* 1855, No. 12) für den Riechnerv eine ganz analoge Endigungsweise in der Nasenschleimhaut wahrscheinlich gemacht, wie sie durch KOELLIKER und H. MUELLER für den Acusticus und Opticus erwiesen ist. ECKHARD und ECKER haben unabhängig von einander die Endorgane der Olfactoriusfasern, die gesuchten Sinnesapparate derselben, in den Epithelialzellen der Riechschleimhaut nachgewiesen. Diese Zellen sind demnach die Analoga der Stäbchen der Retina und der CORTI'schen Zähne zweiter Reihe in der Schnecke. Lange schon waren die von den hinteren spitzen Enden dieser Zellen entspringenden feinen blassen Fäden, welche in die Tiefe der Riechschleimhaut sich verlieren, beobachtet, aber nicht gedeutet. Jetzt sind dieselben als Olfactoriusfasern erkannt, welche (wie die Fasern des Schneckennerven) innerhalb der Schleimhaut noch durch bipolare Ganglienzellen durchzutreten scheinen, bevor sie in den äusseren Flimmerzellen ihre letzten Enden erreichen. Die physiologischen Betrachtungen, welche an diese interessante Entdeckung sich knüpfen, liegen nahe; wir haben nun die Flimmerzellen der Riechschleimhaut als diejenigen Apparate zu betrachten, auf welche die Riechstoffe vermöge eines uns unbekannten Agens zunächst einwirken, in welchen sie einen den Nerven erregenden Vorgang erzeugen, wie die Lichtwelle in den Stäbchen der Retina. — [2] Die betreffenden pathologischen Fälle sind gesammelt von LONGET a. a. O. pag. 59. — [3] LONGET ebendas. pag. 55. — [4] Nach TUERK (*Ztschr. f. Wiener Aerzte* 1852, pag. 298) sind nur die *corpora geniculata externa* als Ursprungsorgane des Sehnerven zu betrachten. — [5] Ueber das Verhalten der von WEBER angenommenen Commissur der *nervi trochleares* in der *valvula cerebelli* vergl. STRUTHERS, *on the nerves of the orbit. Monthly Journ.* 1852, April, pag. 308 u. Mai pag. 390. — [6] Die genaue Beschreibung des Verfahrens mit allen zu beobachtenden Cautelen bei der Durchschneidung des Trigeminus innerhalb der Schädelhöhle mit dem sogenannten Neurotom giebt LONGET a. a. O. pag. 131. — [7] Eine Bestätigung des LUDWIG'schen directen Beweises für die Abhängigkeit der Speichelsecretion von der Erregung des Trigeminus hat VELLA geliefert (*Gaz. méd. de Paris* 1851, 31. Mai), indem er das Stocken der Absonderung nach Durchschneidung dieses Nerven beobachtete. Interessante Versuche über die quantitativen Verhältnisse der Secretion auf galvanische Reizung des Trigeminus unter verschiedenen Bedingungen haben KOELLIKER und H. MUELLER ganz neuerdings angestellt (*Ber. über die im Jahre* 18⁵⁴/₅₅ *in der phys. Anst. zu Würzburg angest. Vers.* Würzburg 1856, *Würzburger Verhandl.* 1856). Sie bestimmten die Grösse der Secretion durch Zählung der in bestimmter Zeit aus dem Drüsengange ausfliessenden Tropfen des Speichels; die Resultate der Versuche waren, dass mit der Dauer des Reizes die Grösse der Secretion sinkt (in 5—9 Min. bis auf ¼), aber nicht stetig, sondern mit Schwankungen, welche graphisch dargestellt eine Wellenlinie mit immer kleineren Excursionen bilden. Durch Pausen zwischen den Reizungen erholt sich der Nerv, doch nicht bis zur ursprünglichen Leistungsfähigkeit; Verstärkung des Stromes steigert die Secretion. Bei einem Hunde

erhielten sie in 38 Minuten bei Nervenreizung 424 Tropfen = 28,3 Ccm. Secret aus einer Submaxillaris, d. i. stündlich 44,82 Grmm. (LUDWIG und BECHER erhielten 55,260 Grmm. auf die Stunde). — [8] SCHLOSSBERGER, *erster Vers. einer allgem. u. vergl. Thierchemie*, Stuttgart 1855, *Nerv. u. Muskelgew.* pag. 120. — [9] Da die Erzeugung von Secretionsvorgängen als eine besondere Art der Nerventhätigkeit, welche den sensibeln und motorischen Wirkungen derselben zur Seite steht, ausser allen Zweifel gesetzt ist, da ferner diese Thätigkeit, wie die Erregung der Muskelnerven, auch auf reflectorischem Wege hervorgebracht wird, müssen wir noch eine besondere neue Art der Reflexerscheinungen statuiren, welche mindestens ebenso gut begründet ist, als die Reflexbewegung, besser als die übrigen sogenannten Reflexphänomene. Die Reflexabsonderung beruht auf einer Uebertragung der centripetalen Erregung sensibler Nerven durch Ganglienzellen auf die centrifugalleitenden Absonderungsnerven. — [10] NUHN, *Vers. an einem Enthaupteten etc.* HENLE u. PFEUFER's *Ztschr.* N. F. Bd. III. pag. 123. Nachdem NUHN die Bewegungen am Gaumensegel auf Reizung des Facialis vor seinem Eintritt in den Gehörgang beobachtet hatte, durchschnitt er den oberflächlichen Felsenbeinnerven der einen Seite, worauf abermalige Reizung des Facialis jene Bewegungen nicht mehr erzeugte; freilich reagirten die Gaumensegelmuskeln aber auch auf Reizung des Facialis der anderen Seite, wo der Felsenbeinnerv unversehrt war, nur noch so unmerklich, dass NUHN selbst diesem Versuche keine Beweiskraft zuspricht, und unentschieden lässt, ob die fraglichen Nervenröhren des Facialis in der Bahn des Felsenbeinnerven zum Gaumensegel gehen. — [11] Ueber die Streitfrage, ob der Glossopharyngeus vom Ursprung an rein sensibel sei, oder bereits motorische Fasern enthält, vergl. LONGET a. a. O. pag. 183. Gegen LONGET, welcher sich für die erstere Annahme erklärt, sprechen die Versuche von DEBROU, VOLKMANN (MUELLER's *Arch.* 1840, pag. 489), HEIN (ebendas. 1844, pag. 297), BIFFI und MORGANTI (ebendas. 1847, pag. 355). — [12] Die Geschichte der Streitfrage, ob der *vagus* und *accessorius Willisii* sich zu einander verhalten, wie eine hintere und vordere Rückenmarkswurzel, siehe ebenfalls bei LONGET a. a. O. pag. 199 u. 220, besonders vergl. die betreffenden Anmerkungen und Nachträge des Uebersetzers HEIN. — [13] Die wichtigsten Arbeiten über das Verhältniss des Vagus zur Herzbewegung und das anatomisch-physiologische Verhalten der Herznerven überhaupt sind folgende: ED. WEBER a. a. O. pag. 42; HOFFA, *einige Vers. über Herzbeweg.*, HENLE u. PFEUFER's *Ztschr.* Bd. IX. pag. 102; SCHIFF, *Arch. f. phys. Hlk.* Bd. VIII. pag. 187, Bd. IX. pag. 255; HEIDENHAIN, *disquisit. de nervis cordis, Diss. Berol.* 1854; VOLKMANN, *Nachweis der Nervencentra, von welchen die Bewegung der Lymph- u. Blutgefässherzen ausgeht*, MUELLER's *Arch.* 1844, pag. 419; STANNIUS, *Versuche am Froschherzen*, ebendas. 1852, pag. 85; BIDDER, *über function. u. räumlich getrennte Nervencentra im Froschherzen*, ebendas. pag. 163; ROSENBERGER, *de centris motuum cordis, Inaug. Diss. Dorpati* 1850; R. WAGNER, *neurolog. Unters.* pag. 100, 149 u. 215; und früher: *Sympath. Ganglien des Herzens, Hdwrtrbch. d. Phys.* Bd. III. 1, pag. 452. Vergl. ausserdem besonders noch LUDWIG, *Phys.* Bd. II. pag. 66; FECHNER, *Centralblatt* 1854, No. 7, pag. 136. Besonders aufmerksam machen wir noch auf R. WAGNER's interessante Versuche über die Innervation des Herzens, zu welchen er eine neue sinnreiche Methode verwendete. Er stach in das Herz des lebenden Thieres eine feine Stahlnadel durch die Bedeckungen ein, und beobachtete an der Zahl ihrer Pendelschwingungen die Zahl der Herzschläge, an der Grösse ihrer Amplituden die Intensität der Herzcontraction, an dem Verhältniss der Schwingungen zweier gleichzeitig in verschiedene Herztheile eingestochenen Nadeln den Modus der rhythmischen Thätigkeit derselben. Indem er ferner die freien Enden der Nadeln an ein tönendes Instrument (Weinglas) anschlagen liess, erleichterte er das Zählen der Herzschläge, sowie die Schätzung der Intensität, und machte die gleichzeitige leichte Beobachtung für eine grössere Anzahl Beobachter möglich. Die Acupunctur des Herzens wird, wie auch durch anderweitige Versuche bestätigt ist (vergl. JUNG, *Beobachtungen über die Verwundbarkeit des Herzens*, *Ber. über d. Verh. d. naturf. Ges. in Basel* 1835—36, pag. 14), leicht und ohne Nachtheil ertragen, das Einstechen erzeugt keine Schmerzäusserungen, nach der Entfernung der Nadel befinden sich die Thiere ganz munter. CZERMAK, welcher ebenfalls die Acupunctur des Herzens angestellt hat (briefliche Mitth. an R. WAGNER), beschreibt die Bewegungen der bei Kaninchen in die vordere Wand des linken Ventrikels 2''' von der Vorhofsgränze entfernt eingestochenen Nadel folgendermaassen: Der Endpunkt wurde in einer Ellipse herumgeführt, deren längere Achse von rechts und oben nach links und unten (vom Thiere aus gerechnet) gerichtet war; bei jeder Systole ging das Ende nach abwärts, bei jeder Diastole nach aufwärts, und bewegte sich in der elliptischen Bahn nach rechts. Der angestochene Endpunkt musste nothwendig dieselben Bewegungen, nur in kleinerem

Maassstab und in entgegengesetzter Richtung ausführen. R. WAGNER erhielt bei seinen Versuchen folgende Ergebnisse: Unmittelbar nach Einsenkung der Nadel pflegt die Zahl der Herzschläge unbeträchtlich zu wachsen, erreicht aber bald die Norm wieder. Bei Reizung beider Vagi durch unterbrochene Ströme werden zwar die Pendelschwingungen der Nadel sistirt, allein sie zeigt noch kleine rasche Vibrationen, wohl in Folge der Contractionen einzelner Muskelbündel. Am sichersten und längsten steht das Herz bei Reizung der *medulla oblongata*, am wenigsten lange bei Reizung eines Vagus still. Constante elektrische Ströme auf die Vagi applicirt vermehren in Folge ihrer lähmenden Wirkung auf den Nerven die Herzbewegung, mögen sie in centripetaler oder centrifugaler Richtung den Nerven durchlaufen; dieselbe Beobachtung hat auch HEIDENHAIN gemacht. Nach Entfernung der Elektroden des unterbrochenen Stromes von den Vagis sah WAGNER die Herzschläge in langsamerem Rhythmus als in der Norm beginnen; während er bei früheren Versuchen das Gegentheil als constante Erscheinung bei allen Wirbelthieren behauptet. Die Ergebnisse der Sympathicusreizung werden wir später berücksichtigen. WAGNER verspricht für spätere Mittheilung die Beschreibung eines mit der Acupuncturnadel in Verbindung gebrachten graphischen Apparates, den er Cardiographion nennt. — [14] BROWN-SEQUARD, *des effets de la sect. des n. vagues sur la force du cœur*, u. *nouv. fait. relat. à l'arrêt passif du cœur par l. galvan. du n. vague, Gaz. médic. de Paris* 1854, No. 9, pag. 135 u. 136. — [15] Die wichtigsten Arbeiten über den Einfluss des Vagus auf die Respiration sind: TRAUBE, *Berl. medic. Ztg.* 1847, No. 5, pag. 20; BUDGE, *mém. sur la cessat. des mouvem. inspir. provoquée par l'irritat. du nerf pneumo-gastrique*, *Compt. rend.* Tom. XXXIX. 1854, pag. 749; KOELLIKER und H. MUELLER, *Ber. über die Versuche in der physiol. Anst. zu Würzburg* 1853 und 1854, *Würzb. Verh.* 1854, pag. 213; ECKHARD, *Grundzüge d. Phys. d. Nervensyst.* pag. 135; H. NASSE, *über die Wirkung der Durchschneidung des nerv. vagus bei Hunden*, *Arch. f. wiss. Heilk.* 1855, Bd. II. pag. 327; ARNSPERGER, *Bemerk. über d. Wesen, die Ursachen u. die pathol.-anat. Natur der Lungennerven nach Durchschneidung der beiden Vagi am Halse*, *Arch. f. pathol. Anatomie*, Bd. IX. pag. 197. — [16] FLOURENS, *rech. expér. sur les fonct. et propriét. du syst. nerv.* Paris 1842, pag. 182; *déterminat. du point vital de la moëlle allongée*, *Gaz. médic. de Paris* 1851, No. 45, pag. 694. Die Bezeichnung der betreffenden Stelle des verlängerten Markes als *point vital* hat darin ihren Grund, dass Verletzung dieser Stelle in Folge der augenblicklichen Sistirung der Athembewegungen momentanen Tod herbeiführt. — [17] Vergl. BILLROTH, *de natura et causa pulmonum affectionis, quae nervo utroque vago dissecto exoritur*, *Diss. Berol.* 1852; FOWELIN, *de causa mortis post vagos dissectos*, *Diss. Dorpati* 1851. — [18] Vergl. BIDDER und SCHMIDT, *die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel*, pag. 90. — [19] Vergl. LONGET a. a. O. pag. 415.

§. 258.

Verbreitung und Endigung der Rückenmarksfasern im Hirn. Die Centra des Hirns stehen mit den Längsfasern des Rückenmarks und durch diese mittelbar oder unmittelbar mit den peripherischen Spinalnerven in leitender Verbindung. Einerseits gehen, wie wir gesehen haben, vom Hirn aus Leitfasern in den Vorder- und Seitensträngen des Markes zu den Ursprungszellen der motorischen Spinalnerven in den Vorderhörnern der grauen Substanz, andererseits gehen die von der Peripherie kommenden sensibeln Spinalnerven entweder direct in den Hintersträngen des Markes zum Hirn, oder sie inseriren sich in Ganglienzellen der grauen Substanz des Markes und schicken von diesen aus Communicationsfasern zum Hirn. Diese beiden Arten von Hirnnervenfasern, die Träger des Willenseinflusses zu den motorischen Spinalfasern und die Fortsetzungen der sensibeln Spinalfasern entsprechen einem der vorher beschriebenen gemischten Hirnnerven; es liegt uns daher wie bei letzteren ob, ihre Centralorgane im Hirn, den Weg, auf welchem sie

diese erreichen, und ihre eventuellen Communicationen mit anderen Innervationsheerden aufzusuchen. Die Frage, ob die motorischen Fasern dieses Hirnrückenmarksnerven die einzigen Vermittler zwischen Willensvermögen der Seele und den Motoren der Rumpf- und Extremitätenmuskeln sind, oder ob sie nur die Träger einer Hirnwillenskraft sind, während die Seele auch vom Rückenmark aus erregend auf jene Motoren wirken kann, und ob andererseits die in Rede stehenden sensibeln Fasern ganz allein die Function haben, Erregungen der sensibeln Spinalnerven zu Empfindungsapparaten zu leiten, oder ob letztere ihre Erregung theilweise auch schon im Rückenmark in Empfindungen umsetzen können, diese schwierige, bei der Lehre von den Reflexphänomenen hinreichend erörterte Frage lassen wir hier gänzlich bei Seite. Wir wissen sicher, dass beide Fasern die fraglichen Bestimmungen haben; es tangirt aber unsere folgenden Betrachtungen nicht, ob sie ausschliesslich mit diesen Dienstleistungen für die Seele beauftragt sind, oder nicht. Meistens hat man die Frage nach der Endigung der Spinalnerven im Hirn mit der Frage nach dem Sitze des Willens- und Empfindungsvermögens im Hirn als identisch betrachtet; beide Fragen sind indessen unseres Erachtens keineswegs als congruent erwiesen, die zweite in dieser allgemeinen Fassung überhaupt nicht richtig. Es ist keine physiologische Berechtigung dazu vorhanden, nach einem Generalheerd des Willens oder der Empfindung zu suchen, ebenso, wie es entschieden unphysiologisch ist, sich die ganze Seele mit allen ihren Facultäten in einem bestimmten anatomisch abgegränzten Winkel des Hirns residirend zu denken. Wir haben aller Wahrscheinlichkeit nach so viel discrete Willensheerde, als wir discrete Ursprungsstellen motorischer Fasern haben, so viel discrete Empfindungsheerde, als wir gesonderte Endigungen sensibler Fasern und Fasersysteme haben, die Centralisation aller dieser Endigungs- und Ursprungsprovinzen sensibler und motorischer Fasern in einem einzigen Hauptheerd ist nichts weniger als erwiesen. Demnach haben wir Ursprung und beziehentlich Endigung der Hirnrückenmarksfasern als Frage für sich zu behandeln.

Anatomische Verfolgung, physiologische Experimente und pathologische Beobachtung haben leider auch hier noch nicht zu ganz unzweideutigen, ausreichenden Ergebnissen geführt. Es ist bekannt, dass sowohl die Leitfasern des Willens als die Leiter der sensibeln Eindrücke im Gehirn auf der entgegengesetzten Hälfte ihre centralen Enden finden, als auf welcher ihre peripherischen Endigungen liegen; auch haben wir bereits kurz den Ort der Kreuzung derselben nachgewiesen, für die sensibeln Fasern im Rückenmark selbst, für die motorischen in der *medulla oblongata,* und zwar in der Kreuzung der Pyramiden, nicht, wie man früher meistens annahm, auch in höher oben gelegenen Theilen des Hirns, der Brücke u. s. w. Mit Sicherheit darf angenommen werden, dass im Grosshirnschenkel der rechten Seite diejenigen Fasern enthalten sind, welche den Willenseinfluss zu den Motoren der linken Rumpfhälfte und Extremitäten leiten, im linken Grosshirnschenkel dagegen diejenigen, welche die Muskeln der rechten Körperhälfte beherrschen. Was indessen

jenseits der Grosshirnschenkel weiter aufwärts aus den motorischen Fasern wird, ist noch äusserst unsicher. Es fragt sich: welche Parthie der grauen Substanz ist als der Centralheerd dieser Fasern zu betrachten, in welchem der Wille sie in Erregung versetzt? Es fragt sich ferner, mit welchen anderen Centralapparaten stehen sie in Verbindung, wo und wie geschieht diese Communication? Wo und welche sensiblen Hirnfasern treten zu ihren Ursprungsorganen zum Zweck reflectorischer Uebertragung der Erregung auf sie? Mit Recht bezeichnet LUDWIG die zur Lösung dieser Fragen angestellten Versuche an lebenden Thieren als viel zu roh und vieldeutig; das Eintreten oder Nichteintreten von Bewegungen oder Lähmungen beim Abtragen oder Verletzen gewisser Hirnparthien, sowie auf mechanische oder elektrische Reize dieser und jener blossgelegten Theile des Hirns, insbesondere der sogenannten Basalganglien, kann nicht als scharfes Kriterium für die Beziehung der angesprochenen Theile zu den Leitfasern des Willens betrachtet werden. Treten auf Reizung eines Hirntheils Bewegungen des Rumpfes und der Extremitäten ein, so ist fast nie sicher zu entscheiden, ob sie durch Reizung jener Fasern im Verlauf, oder ihrer Ursprungsorgane, oder durch Reizung sensibler Fasern auf reflectorischem Wege bedingt sind, oder endlich, ob es willkührliche Reactionen auf direct durch den Reiz erzeugte bewusste Schmerzempfindungen sind. Hierzu kommt noch, dass man bei fast allen derartigen Versuchen aus früherer Zeit keine Bürgschaft hat, dass mit aller Strenge die Irradiation des Reizes über die angesprochene Parthie hinaus verhütet worden ist, die Neuzeit erst hat die Nothwendigkeit der grössten Vorsicht in dieser Beziehung und die Art der anzuwendenden Cautelen kennen gelehrt. Noch unsicherer und weniger verwerthbar, wie die positiven, sind die negativen Erfolge der Reizung. Das Ausbleiben von Bewegungen auf Reizung bestimmter Hirnparthien darf fast nie als Beweis betrachtet werden, dass diese Theile in gar keiner functionellen Beziehung zu den willkührlich-motorischen Fasern stehen, wäre es auch nur aus dem einen Grunde, weil wir nie sicher sind, dass nicht die Erregbarkeit der zarten Elemente des Hirns durch die unvermeidlich mit den Versuchen verbundenen rohen Eingriffe und Verletzungen der gröbsten Art vernichtet worden ist. Ganz besonders aber wird die Auslegung der Beobachtungen erschwert, erstens durch den Umstand, dass wir auf Zerstörung gewisser Hirntheile, deren Reizung keine Zuckung erzeugt, vollständige Lähmung eintreten sehen, und zweitens durch die unten näher zu besprechenden eigenthümlichen, mannigfachen Bewegungserscheinungen, welche zwangsmässig mit grosser Regelmässigkeit nach Verletzung gewisser Centraltheile des Hirns, und zwar ebenfalls gerade solcher, auf deren Reizung keine Muskelcontractionen als directe Folgen beobachtet sind, entstehen. Eine detaillirte Beschreibung und Kritik der zahllosen Experimente von FLOURENS, MAGENDIE, LONGET u. A. wäre eine Herkulesarbeit, von welcher wir im Angesicht ihrer Nutzlosigkeit gänzlich absehen. Wir verweisen vor Allem auf LONGET's Werk, in welchem mit grösster Sorgfalt alles Material zusammengetragen ist, in welchem aber auch jede Seite neue Beweise für

die Aermlichkeit der Früchte dieses Theiles der Experimentalphysiologie liefert.[2] Nicht weiter hat die anatomische Forschung bis jetzt geführt. Wir stossen bereits in der *medulla oblongata* auf Unsicherheiten in Betreff des Verlaufes der vom Rückenmark aufsteigenden motorischen Leitfasern, die Brücke stellt einen noch gänzlich unentwirrten Knoten dar, obwohl mit Bestimmtheit vorauszusetzen ist, dass sie nicht blos eine Durchgangspassage für die fraglichen Fasern darstellt, sondern vermöge ihrer grauen Substanz bereits ein wichtiges Centralorgan derselben bildet. Wenn ihr auch sicher nicht die von SERRES vindicirte Bedeutung des eigenthümlichen Sitzes des Empfindungsvermögens und des Mittelpunktes für das Princip der willkührlichen Bewegung zukommt, deuten doch schon ihre anatomischen Verhältnisse zu dem verlängerten Mark, den Gross- und Kleinhirnstielen darauf hin, dass vielleicht ihre wesentliche Bestimmung darin besteht, jene Fasern mit mannigfachen, räumlich getrennten Centralapparaten in Zusammenhang (durch Ganglienzellen) zu setzen. Die anatomischen Beziehungen der in dem Grosshirnschenkel gesammelten motorischen Fasern zu den grauen Kernen der Seh- und Streifenhügel, sowie zu den Fasern und der grauen Substanz der Grosshirnhemisphären sind noch so wenig aufgeklärt, dass sie der Physiologie keine Basis darbieten. *Mutatis mutandis* gilt das Ebengesagte auch für die Empfindungsnerven; die Untersuchung der Empfindlichkeit oder Nichtempfindlichkeit der verschiedenen Hirntheile, des Eintretens oder Ausbleibens sensibler Lähmungen nach Verletzung dieser und jener Hirnparthien hat noch nicht zur Auffindung des wahren Empfindungsheerdes, der Bahnen und Anastomosen der sensibeln Rückenmarksfasern geführt. Mit gleichem Unrecht hat man nach den Ergebnissen solcher Versuche das Centrum des Empfindungsvermögens bald in die *medulla oblongata*, bald in die Brücke, bald in die Seh- oder Streifenhügel, bald in die grossen Hemisphären verlegt.

Zahlreiche pathologische Beobachtungen an Menschen haben mit Bestimmtheit gelehrt, dass die Fähigkeit, durch den Willen die Muskeln der Extremitäten zur Zusammenziehung zu bringen, verloren geht, wenn die Substanz der Sehhügel, Streifenhügel und der ihre nächste Umgebung bildenden Parthien der Grosshirnhemisphären pathologische Veränderungen erleiden, sei es durch apoplektische Blutergüsse, sei es durch entzündliche Exsudate, oder krankhafte Geschwülste oder Verwundungen. Die motorische Lähmung zeigt sich, wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, constant auf der entgegengesetzten Körperhälfte, auf welcher die Veränderung im Hirn sich findet. In gleicher Weise vernichten pathologische Veränderungen derselben Hirntheile das Empfindungsvermögen im Rumpf und den Extremitäten der entgegengesetzten Körperhälfte. Wenn diese Thatsachen zweifellos eine nahe Beziehung der genannten Hirntheile zu den Organen der willkührlichen Erregung und bewussten Empfindung darthun, so ist doch auch aus ihnen kein endgültiger Aufschluss über die eigentlichen Heerde, in welchen der Wille primär auf Nervenröhren erregend wirkt, und die Erregungen sensibler Fasern ihr letztes Endziel, die Empfindungsapparate, erreichen, zu ge-

winnen. Wären Seh- und Streifenhügel jenseits der Hirnschenkel die einzigen, letzten Organe, deren Verletzung motorische und sensible Lähmung nach sich zieht, so dürften wir den Schluss ziehen, dass in ihnen die gesuchten Centra, die End- und Ursprungszellen der zum Rückenmark hinabsteigenden oder von ihm heraufsteigenden motorischen und sensibeln Leiter liegen. Die Thatsache aber, dass auch Blutergüsse u. s. w. in die weisse Substanz der Hemisphären denselben Erfolg haben, macht auch diesen Schluss unsicher. In dieser weissen Substanz selbst, welche nur Fasern führt, können selbstverständlich die Centra des Willens und der Empfindung unmöglich liegen; es bleiben zwei mögliche Erklärungen der Thatsache. Entweder wirken Alterationen dieses an die Seh- und Streifenhügel gränzenden Hemisphärentheiles nur mittelbar lähmend, indem das ergossene Blut, die Geschwulst oder das Exsudat daselbst einen Druck auf die benachbarten Seh- und Streifenhügel ausübt, vielleicht auch die um solche pathologische Ergüsse auftretende Erweichung auf letztere selbst übergreift, oder es befinden sich auch in der weissen Hemisphärensubstanz noch die sensibeln und motorischen Leitfasern auf ihrem Wege zu den letzten Endapparaten, welche dann nirgends anders gesucht werden können, als in der grauen Rindensubstanz der Grosshirnlappen. Die Entscheidung ist schwierig, die vorhandenen Experimentalkriterien nicht ausreichend. Mechanische, chemische, elektrische Reizung der grossen Hemisphären erzeugt nach den übereinstimmenden Berichten fast aller Beobachter (Lorry, Flourens, Longet) keine Muskelzuckungen und keine Schmerzäusserungen, aber auch directe Reizung der Seh- und Streifenhügel hat weder Bewegung noch Schmerz zur Folge. Es tritt uns hier dasselbe Räthsel entgegen, welches wir schon bei dem Rückenmark besprachen, Centraltheile, welche zweifellos sensible und motorische Elemente enthalten, und doch auf directe Reize weder durch Sensation, noch durch Zuckung reagiren! Sicher ist das Nichtreagiren der Hemisphärensubstanz kein Beweis gegen ihre in Rede stehende Bedeutung als Centralorgan der Bewegung und Empfindung. Sehen wir uns nach den Erfolgen der experimentellen oder pathologischen Zerstörung derselben um, so begegnen wir Widersprüchen. Bei Thieren hört nach Abtragung beider Hemisphären das Empfindungsvermögen nicht auf; Flourens, Longet u. A. haben beobachtet, dass Hunde, Kaninchen, Katzen nach vollständiger Entfernung der Gehirnlappen schrieen und sich sträubten, wenn man sie knipp, dass Vögel, welche wochenlang die Operation überleben, durch jede leichte Reizung der Haut aus dem schlaftrunkenen Zustande, in welchen sie verfallen, erweckt wurden, und durch Gegenwehr auf Reize reagirten. Freilich bleibt auch hier ein Zweifel und mit dem Zweifel ein gewichtiger Einspruch gegen den nächsten Schluss aus den Thatsachen. Das Schreien und Wehren gegen Reize kann als Reflexbewegung und nicht als Zeichen bewusster Empfindung gedeutet werden; zu einer sicheren Widerlegung dieses Einwandes ist, wie zur Genüge aus der Reflexlehre hervorgeht, die Physiologie noch impotent. Flourens schliesst aus seinen Versuchen, dass das seiner Hemisphären beraubte Thier nicht

sein Empfindungsvermögen, wohl aber die Wahrnehmung seiner Empfindungen verloren habe. Mit Recht kämpft schon LONGET gegen das Unklare dieses Ausdruckes; eine nicht wahrgenommene Empfindung ist ein Unding. LONGET meint dagegen, dass den Thieren nach Verlust der Hemisphären nur das allgemeine Empfindungsvermögen, das Gemeingefühl bleibe, der Tastsinn dagegen fehle, d. h. das Vermögen, die Empfindungen mit Vorstellungen, Urtheilen und Gedanken zu verknüpfen, verloren gegangen sei. Diese Ansicht hat viel für sich, da auch pathologische Erfahrungen am Menschen dafür sprechen, dass Tastsinn und Gemeingefühl nicht nothwendig gleichzeitig mit einander verloren gehen, dass sie demnach verschiedene, räumlich getrennte Centra besitzen. Gelähmte zeigen zuweilen noch Tastsinn, aber kein Gemeingefühl, und umgedreht geht nach einer vielfach constatirten Erfahrung in der Chloroformnarkose oft wohl das Gemeingefühl verloren, nicht aber der Tastsinn, die Chloroformirten empfinden keinen Schmerz, aber Druck und Temperatur. Die Beobachtungen an Menschen sind zweideutig. Sehen wir von den pathologischen Veränderungen in der Nähe der Seh- und Streifenhügel ab, so finden wir allerdings zahlreiche Beobachtungen, wo Verwundungen und Zerstörungen eines kleineren oder grösseren Theiles einer Hemisphäre, wenn sie nicht unmittelbar tödtlich waren, sensible Lähmung der gegenüberliegenden Körperhälfte bedingten; allein ebenso giebt es eine Anzahl zuverlässiger Beobachtungen von Fällen, in welchen selbst trotz beträchtlicher Substanzverluste der Hemisphären das Empfindungsvermögen unversehrt erhalten blieb. Sollen wir hier an ungenaue Beobachtungen, an ein Uebersehen partieller sensibler Lähmungen, oder bei den gegentheiligen Fällen an eine primäre oder secundäre Miterkrankung der in der Tiefe gelegenen Seh- und Streifenhügel glauben? Auch in Bezug auf den Einfluss der grossen Hemisphären auf die Bewegung suchen wir vergebens feste Anhaltepunkte in den Versuchen und pathologischen Beobachtungen. Die Abtragung der grossen Hemisphären hat bei verschiedenen Thieren verschiedene und zweideutige Resultate gegeben; der völlige Wegfall spontaner Bewegungen nach dieser Operation ist nicht festgestellt, wenigstens nicht für alle. FLOURENS giebt an, dass bei Vögeln und Reptilien diese Operation alle „auf eine ausdrückliche Willensthätigkeit des Thieres selbst erfolgende Bewegungen" völlig aufhebe, und doch erzählt er selbst die gröbsten Widerprüche gegen diese Angabe, Bewegungen, welche schwerlich als nicht spontane zu erweisen sind. Ebenso berichten andere Beobachter, DESMOULINS, BOUILLAUD, LONGET über freiwillige Bewegungen, welche sie bei niederen Wirbelthieren nach der Abtragung der Hemisphären beobachtet haben, ja LONGET giebt an, dass nach Entfernung einer Gehirnhalbkugel bei Vögeln oft kaum eine vorübergehende Schwäche der gegenüberliegenden Körperhälfte wahrzunehmen sei. Dagegen existiren zahlreiche Beobachtungen an Menschen über eine wesentliche Beeinträchtigung oder völlige Vernichtung des willkührlichen Bewegungsvermögens durch Verletzungen oder Entartungen der grossen Hemisphären; oft wurde bei völlig Gelähmten keine andere pathologisch-

anatomische Veränderung im Hirn gefunden, als Erweichung der Rindenschicht des Grosshirns. Häufig hat man ferner partielle krankhafte Veränderungen der Hemisphären von partiellen Lähmungen einzelner Glieder oder nur einzelner Muskeln begleitet gesehen, woraus hervorzugehen scheint, dass den verschiedenen peripherischen Nervenröhrengruppen separate Abschnitte der Hemisphären als Willenscentra zugehören. Es würde uns viel zu weit führen, wollten wir eine Geschichte der verschiedenen Interpretationen der widersprechenden Beobachtungen geben. Es leuchtet von selbst ein, dass die aufgeworfene Frage nach der Beziehung der Grosshirnhemisphären zur Willenserregung und Empfindung noch nicht spruchreif ist, mithin überhaupt eine sichere Bestimmung des Sitzes dieser beiden Vermögen zur Zeit nicht gegeben werden kann. Wir werden in den Hemisphären die wichtigsten Organe der höheren Seelenthätigkeiten kennen lernen, sie sind die Heerde der Gedanken, sie regen die Seele zur Bildung von Vorstellungen, Urtheilen u. s. w. an. Hieraus folgt mit Nothwendigkeit, dass sie in innigem Zusammenhange mit den Organen der willkührlichen Motorenerregung und der Empfindung stehen müssen, da die Vorstellungen sich unbewusst und mit unvermeidlicher Regelmässigkeit an die Empfindungen anknüpfen, und unsere „spontanen" Bewegungen vielleicht ausnahmslos secundäre Producte zur Willensäusserung anregender Denkprocesse sind.

Es ist hier der Ort, die schon angedeuteten eigenthümlichen Zwangsbewegungen,[3] welche die Verletzung gewisser Hirntheile nach sich zieht, zu besprechen. Auch hier ist es nicht leicht, das massenhaft vorhandene Beobachtungsmaterial zu sichten, die richtig beobachteten Erscheinungen in Bezug auf Wesen und ursächlichen Zusammenhang zu durchschauen. Im Allgemeinen lassen sich alle unter folgenden Gesichtspunkten zusammenfassen. Nach Verletzung gewisser Hirntheile treten theils anscheinend zwangsmässige, meist bis zur Erschöpfung sich fortsetzende, eigenthümlich coordinirte Bewegungen der Rumpf- und Extremitätenmuskeln ein, theils nehmen die willkührlich versuchten Ortsbewegungen der Thiere diese eigenthümlichen abweichenden Formen an. Hat die Verletzung nur auf einer Gehirnhälfte stattgefunden, so zeigen sich regelmässig einseitige Muskelthätigkeiten einer Körperhälfte, oder wenigstens überwiegende Convulsionen einzelner Muskelgruppen einer Seite. Die gewöhnlichen Formen dieser einseitigen Bewegungen sind folgende: entweder wälzen sich die verletzten Thiere continuirlich um ihre Längsachse nach einer Seite hin, oder anstatt sich geradaus fortzubewegen, laufen sie beständig in kleinen Kreisen, ebenfalls nach einer bestimmten Seite, herum (Reitbahnbewegung), oder sie bewegen ihren Vorderkörper im Kreise um einen festen Punkt, welcher den Stützpunkt der hinteren Extremitäten bildet, oder die Thiere überschlagen sich nach vorn oder rückwärts. Die convulsivischen Zusammenziehungen betreffen je nach der Stelle der einseitigen Verletzung bald die Muskeln der gleichen, bald die der entgegengesetzten Körperhälfte, wie aus folgender von Brown-Sequard gegebenen Zusammenstellung, in welcher die Seite angegeben ist, auf welcher nach Verletzung der

rechten Hirntheile nach verschiedenen Beobachtern die Contractionen stattfinden, hervorgeht. Vorderer Theil des Sehhügels, linksseitige Convulsionen, hinterer Theil desselben, rechtsseitige (SCHIFF); vorderer Theil des Grosshirnschenkels in der Nähe des Sehhügels, linksseitige, hinterer Theil desselben, rechtsseitige (BROWN-SEQUARD); Vierhügel, rechtsseitige (FLOURENS); vorderer und oberer Theil der Brücke, und vorderer Theil der *processus cerebelli ad pontem*, linksseitige (BROWN-SEQUARD); hinterer Theil der *processus cerebelli ad pontem*, rechtsseitige (MAGENDIE); Ursprungsstelle des Hörnerven und Ursprungsstelle des Facialis, rechtsseitige (BROWN-SEQUARD)?; Medulla oblongata, je nachdem die Verletzung oberhalb oder unterhalb der Kreuzung der Pyramiden stattfindet, links- oder rechtsseitige (BROWN-SEQUARD). Nach MAGENDIE soll Verletzung der Streifenhügel unwiderstehliche Vorwärtsbewegung, Verletzung des kleinen Gehirns dagegen unwiderstehliche Rückwärtsbewegung bedingen; LONGET fand diese Angabe bei häufiger Wiederholung der Versuche völlig unrichtig, womit natürlich auch MAGENDIE's seltsame Theorie, dass das kleine Gehirn der Sitz „einer inneren zur Vorwärtsbewegung treibenden, der Streifenhügel der Sitz der antagonistischen, zur Rückwärtsbewegung treibenden Kraft“ sei, von selbst zusammenfällt. SERRES hat auf nicht bessere an Menschen gemachte Beobachtungen hin als Folge der Verletzung der Brücke einen unwiderstehlichen Trieb, sich nach vorwärts zu bewegen, angegeben. Die Angaben der verschiedenen Beobachter über die specielle Form der Bewegungen, welche auf bestimmte Verletzungen folgen, sind nicht völlig übereinstimmend. Die theoretischen Erklärungsversuche bilden ein Chaos unreifer, auf Vorurtheile und falsche Vordersätze gebauter Ansichten, welches zu lichten die Physiologie noch nicht im Stande ist. Die scharfsinnigsten und sorgfältigsten Prüfungen des thatsächlichen Materials, wie sie z. B. von SCHIFF angestellt sind, haben nur dazu geführt, zu zeigen, dass hier der Theorie ein sicherer Boden gänzlich mangelt. Es genügt eine kurze Mittheilung der Beobachtungen über Form und Richtung der Bewegungen. Einseitige Verletzung der *corpora restiformia* des verlängerten Markes hat nach MAGENDIE Rollen der Thiere nach der Seite der Verletzung zur Folge; LONGET vermuthet, dass dies nur bei gleichzeitiger Verletzung des motorischen Seitenstranges eintrete. Schnitt MAGENDIE in die eine oder andere Seitenhälfte des verlängerten Markes von aussen her ein, so trat Reitbahnbewegung nach der Seite der Verletzung ein. BROWN-SEQUARD sah die Rollbewegung nach verschiedenen Seiten, je nach der Stelle und der Ausdehnung der Verletzung erfolgen. Auf Verletzung einer Seitenhälfte der Brücke oder eines mittleren Kleinhirnschenkels tritt nach Beobachtungen von SERRES an einem Menschen und von MAGENDIE, FLOURENS, LONGET und SCHIFF an Thieren Rollbewegung um die Längsachse ein, und zwar nach MAGENDIE und SCHIFF nach der Seite der Verletzung, nach LONGET, LAFARGUE und BROWN-SEQUARD dagegen nach der gesunden Seite. SCHIFF glaubt, dass die abweichenden Ergebnisse LONGET's aus einer gleichzeitigen Verletzung des kleinen Gehirns erklärlich seien. Verletzung eines Grosshirnschenkels bewirkt nach LONGET

und SCHIFF Reitbahnbewegung nach der gesunden Seite zu; die Reitbahnbewegung soll zuweilen (in Folge von Nebenumständen) in eine Rollbewegung um die Längsachse, oder auch in jene Kreisbewegung, bei welcher die Längsachse des Thieres den Halbmesser, der Schwanz den Mittelpunkt bildet, übergehen (LAFARGUE, SCHIFF). BROWN-SEQUARD lässt die Bewegung nach Durchschneidung der hintersten Parthie eines Grosshirnschenkels nach der Seite der Verletzung zu erfolgen. Einseitige Verletzung der Vierhügel soll nach FLOURENS Drehbewegung und zwar bei Vögeln nach der Seite der Verletzung, bei Fröschen nach der gesunden Seite bewirken; LONGET glaubt diesen Erfolg nicht von einem gestörten Bewegungsvermögen, sondern blos von dem Verlust des Gesichts eines Auges ableiten zu müssen; er will auch bei Augenverletzungen Tauben nach der Seite des gesunden Auges sich drehen gesehen haben. (?) In Bezug auf die Sehhügel finden wir ebenfalls differirende Angaben. LONGET sah bei Kaninchen nach Verletzung eines Sehhügels constant Reitbahnbewegung nach der gesunden Seite, FLOURENS bei Fröschen nach der Seite der Verletzung zu eintreten. SCHIFF giebt an, dass Verletzung der vorderen Abschnitte des Sehhügels Kreisbewegung nach der verletzten Seite, Verletzung der hintersten Theile desselben in Folge einer Mitleidenschaft der Grosshirnschenkel Kreisbewegung nach der entgegengesetzten Seite bedinge. Was die Streifenhügel betrifft, so haben wir schon der Behauptung MAGENDIE's gedacht, dass Verletzung derselben unwiderstehliche Vorwärtsbewegung (in Folge des Verlustes der rückwärtstreibenden Kraft derselben und des dadurch bedingten Uebergewichts der vorwärtstreibenden Kraft des kleinen Gehirns) bewirke. LONGET und LAFARGUE fanden die Beobachtung nicht richtig. SCHIFF dagegen sah allerdings die Anfangs auf die Operation eingetretene Regungslosigkeit später in Ruhelosigkeit mit anhaltender Vorwärtsbewegung übergehen, stimmt aber MAGENDIE's theoretischer Fiction nicht bei.

Nur wenige allgemeine Andeutungen über die möglichen Erklärungen der beschriebenen Bewegungsformen. Die nächstliegende und wahrscheinlichste Deutung ist ohnstreitig die, dass partielle Lähmungen gewisser Muskelgruppen, oder aller Muskeln einer Körperhälfte, welche die einseitige Verletzung der motorischen Faserzüge oder Innervationsheerde im Hirn bewirkt, das normale Zusammenwirken der verschiedenen Körpermuskeln zum Zweck der Locomotion unmöglich macht, und somit jene abweichenden Resultate der Locomotionsbestrebung bedingt. Sowohl die Rollbewegung, als die Reitbahnbewegung, oder die Halbmesserdrehung lassen sich aus partiellen Lähmungen leicht erklären; schwierig aber ist es, für jede Art der Bewegungen und jeden verletzten Hirntheil die Existenz der Lähmung und die gelähmten Muskeln und Muskelgruppen speciell nachzuweisen. Lässt sich der Beweis für diese Erklärung durchführen, so verlieren auch diese Zwangsbewegungen die ihnen von vielen Seiten vindicirte Bedeutung specifischer Wirkungen einzelner Hirntheile, und alle jene Erklärungsversuche, welche die einzelnen Arten der Bewegung auf eigenthümliche „motorische Principe“

zurückführen wollen, kommen in Wegfall. Es leuchtet ein, dass, wenn die vorstehende Erklärung die richtige ist, bei einseitigen Verletzungen die Muskelcontractionen, welche die Rollung oder Drehung zu Stande bringen, allemal auf der entgegengesetzten Seite von der sich zeigen müssen, auf welcher die Verletzung Lähmung erzeugt. Bei allen oberhalb der Kreuzung der Pyramiden stattfindenden einseitigen Verletzungen müssen daher, wenn die Annahme, dass daselbst alle motorischen Fasern sich kreuzen, richtig ist, die Muskeln derselben Körperseite die thätigen sein. Dies scheint nun allerdings aus einer sorgfältigen Analyse der Mechanik jener Bewegungen in den meisten Fällen hervorzugehen, allein eben dieses Verständniss der Mechanik ist häufig der Beschränkung und Unvollkommenheit der Lähmung wegen sehr schwer zu erlangen, und oft schwer mit Bestimmtheit zu ermitteln, welche Muskeln dem Willenseinfluss entzogen sind. Daher kommt es, dass wir so viele Widersprüche finden, dass die bei gleicher Verletzung von Manchen nach der gesunden, von Anderen nach der verletzten Seite hin beobachteten Bewegungen doch von beiden Parteien unter dieselbe Lähmungstheorie untergebracht sind, indem man nach subjectivem Ermessen diese oder jene Muskelgruppe als die gelähmte betrachtete. Es zeigt sich dies in folgendem Beispiele. Longet beobachtete nach Verletzung der mittleren Kleinhirnstiele Rollung nach der gesunden Seite, und erklärt dies dadurch, dass Verletzung des rechten Kleinhirnstieles Lähmung der linken Körperhälfte bedinge, folglich das Thier nach der linken Seite zu fallen müsse. Magendie und Schiff dagegen geben Drehung nach der Seite der Verletzung an, und Schiff erklärt diese folgendermaassen: Verletzung der rechten Kleinhirnschenkel bedingt nicht Lähmung der linken Extremitäten, sondern nur Lähmung der linken Brust-, Rücken- und Nackenmuskeln, bei den Bewegungsversuchen geben daher die einseitigen Contractionen der nicht gelähmten rechten Brust- u. s. w. Muskeln das Uebergewicht nach ihrer Seite, so dass das Thier auf diese Seite fallen muss. Ein Beispiel für den weiten Spielraum, welcher der Interpretation gelassen ist, bietet Schiff's Erklärung der Entstehung der Reitbahnbewegung, welche er und Longet auf Verletzung der Grosshirnstiele nach der gesunden Seite zu eintreten sahen, und mehr noch seine Erklärung des Erfolges der Sehhügelverletzung.[4] Kurz, wir müssen bekennen, dass eine exacte Durchführung der Theorie, nach welcher die sogenannten Zwangsbewegungen als Folgen partieller Lähmungen aufgefasst werden, zur Zeit nicht möglich ist, wenn man nicht mit unerlaubten Fictionen die überall entgegenstehenden Lücken ausfüllen will. Als nichtssagende Fictionen müssen auch solche plumpe Hypothesen betrachtet werden, wie die Annahme eines zur Vorwärtsbewegung und eines zur Rückwärtsbewegung innervirenden Centrums; folgerecht müsste Magendie dann auch besondere Centra für die rechte und linke Reitbahnbewegung in den Sehhügeln u. s. w. annehmen. Zu einer neuen, aber ebenfalls unmotivirten Theorie hat sich Brown-Sequard verleiten lassen. Er giebt zu, dass bei den fraglichen Bewegungen die Convulsionen stets in Muskeln der einen Körperhälfte entstehen, durch dieselbe

Verletzung, welche Lähmung auf der entgegengesetzten Seite bedingt, glaubt aber hieraus schliessen zu müssen, dass es zwei verschiedene Arten motorischer Fasern gebe, welche in einigen Hirntheilen von derselben Stelle entspringen. Die eine Art bilden die willkührlich motorischen Fasern, die anderen sollen unwillkührlich-motorische sein; erstere sollen durch die Verletzuug gelähmt, letztere erregt werden, erstere kreuzen sich, letztere bleiben auf der Seite, auf welcher sie entspringen. Zu dieser Annahme ist kein Grund vorhanden. Es zwingt nichts zu der Annahme, dass die Thätigkeit der motorischen Nerven, welche die Convulsionen erzeugen, von einer directen Erregung ihrer Ursprungsorgane oder ihres Verlaufes durch die Verletzung herrühren, dass also die Verletzung an derselben Stelle auf einen Theil motorischer Fasern lähmend, auf einen anderen direct erregend wirke. Wahrscheinlicher sind folgende zwei Annahmen. Entweder sind die sogenannten „Zwangsbewegungen" willkührliche, durch Locomotionsbestrebungen der auf den Verletzungsschmerz reagirenden Thiere erweckt; in diesem Falle sucht der Wille in gewohnter Weise erregend auf alle zu einer Locomotion coordinirten Motorensysteme zu wirken, kann aber nur die Motoren, welche von der gesunden Seite entspringen, und die nicht verletzten Motoren der verletzten Seite wirklich erregen, wodurch die abnorme Bewegungsform entsteht. Oder die Verletzung erregt sensible (Reflex-)Fasern, welche ihre Erregung reflectorisch auf die von der gesunden Seite entspringenden und die nicht von der Verletzung afficirten Motoren der kranken Seite übertragen. Brown-Sequard erwähnt auch letztere Möglichkeit, dieselbe macht aber die Annahme einer besonderen Art motorischer Fasern völlig überflüssig. Sind die fraglichen Bewegungen nur durch partielle Lähmungen modificirte willkührliche, so ist auch die Bezeichnung „Zwangsbewegungen" nicht passend. Nähere Aufschlüsse haben wir späteren Forschungen anheimzugeben.

[1] Vergl. besonders Brown-Sequard, *exper. and clin. researches etc.* pag. 21. — [2] Alle hierher gehörigen Experimente und Ansichten sind kritisch zusammengestellt von Longet im ersten Bande seines genannten Werkes. Vergl. auch Valentin's ausführliche Darstellung, *Lehrb. d. Phys.* Bd. II. 1, pag. 452. Auf directe Reize sah man folgende Hirntheile durch Empfindungen reagiren: Boden der vierten Hirnhöhle, Brücke, die Schenkel des Kleinhirns zur Brücke, zum verlängerten Mark und zu den Vierhügeln, die Vierhügel (in der Tiefe), die Grosshirnschenkel. An diesen Stellen hat man also Empfindungsapparate, oder Fasern im Verlauf zu denselben zu suchen. — [3] Vergl. Longet ebendas.; Flourens, *recherch. expér. sur les fonctions et les propr. du syst. nerv.* Paris 1824 (2. Aufl. 1842); Magendie, *Leçons sur les fonct. du syst. nerv. des anim. vertebr.* Paris 1836, Tome I.; Serres, *anatom. compar. du cerveau etc.* Paris 1824; Lafargue, *appréciat. de la doctr. phrénol.*, *Arch. génér. de méd.* 1838; Schiff, *de vi motoria baseos encephali, Bockenhemii* 1845; *Beitrag zur Kenntniss des motorischen Einfl. der im Sehhügel vereinigten Geb.*, *Arch. f. physiol. Hlk.* 1846; Brown-Sequard a. a. O. — [4] Shiff erklärt die Entstehung der Reitbahnbewegung nach der gesunden Seite zu auf Verletzung der Grosshirnstiele nicht wie Longet aus einer einseitigen Lähmung, sondern aus einer beschränkten Paralyse auf beiden Körperhälften. Es soll nämlich Durchschneidung des Grosshirnstiels der rechten Seite z. B. einen Theil der Nackenmuskeln und die Adductoren der Vorderextremität derselben Seite dagegen die Abductoren der Vorderextremität der entgegengesetzten Seite paralysiren. Die übrigbleibenden Muskeln beider Extremitäten, die Abductoren der verletzten und die Adductoren der gesunden Seite sollen nun, indem sie nach gleicher Richtung wirken, und durch die einseitige Contraction der nicht gelähmten Nackenmuskeln der gesunden

Seite unterstützt werden, die einseitige Kreisbewegung nach der gesunden Seite zu vermitteln. Die Kreisbewegung nach der Seite der Verletzung, welche SCHIFF als Resultat der Sehhügelverletzung ohne Affection der Grosshirnstiele betrachtet, erklärt er mit der Annahme, dass von den Sehhügeln ein motorischer Einfluss auf die Muskeln derselben Seite, nicht auf die gegenüberliegenden ausgeübt werde. Um diese Annahme möglich zu machen, muss er zu der weiteren Hypothese sich entschliessen, dass die in den Pyramiden zur Kreuzung gekommenen motorischen Fasern später sich wieder zurückkreuzen, also auf dieselbe Seite wieder treten, auf welcher sie an der Peripherie endigen. Dieser allen anderen Thatsachen widersprechende Schluss wird durch das Phänomen, welchem zu Liebe er gemacht ist, nicht im Entferntesten motivirt.

§. 259.

Specielle Leistungen einzelner Hirntheile.[1] Die Betrachtungen der letzten Paragraphen, die daselbst nachgewiesene Unmöglichkeit, jetzt auch nur die Grundvermögen des Hirns zu localisiren, stellen dem Thema des vorliegenden Paragraphen, jedem Glied des complicirten zarten Mechanismus seine physiologische Rolle zuzuertheilen, ein sehr trauriges Prognostikon. Blicken wir auf die Geschichte der Hirnphysiologie, so drängt sich uns die Ueberzeugung auf, dass dieses Kapitel an der allgemeinen glänzenden Entwicklung der Gesammtphysiologie in neuerer Zeit wenig oder keinen Antheil genommen hat; betrachten wir die Lehrbücher der verschiedenen Zeiten, so machen wir die eigenthümliche Wahrnehmung, dass die topographische Functionslehre des Hirns mehr und mehr reducirt, statt erweitert worden ist, dass die Fortschritte derselben hauptsächlich negative sind, mehr alte Hypothesen gestrichen, oder wenigstens in Zweifel gestellt, als neue exacte zu Tage gefördert sind. Wir beabsichtigen keineswegs, unseren Lesern den ganzen bunten Augiasstall vorzuführen, und vor ihren Augen das unerquickliche Reinigungsgeschäft Schritt für Schritt zu verfolgen; wir beschränken uns darauf, den spärlichen gesäuberten Inhalt zusammenzutragen, und die Lücken zu zeigen, in welche die Zukunft exacte Lehren einzutragen hat. Nur diejenigen Theile des Hirns, über welche bestimmte Thatsachen und brauchbare Vermuthungen vorliegen, werden im Folgenden berücksichtigt werden.

Function der Hemisphären des grossen Gehirns. So nahe die Wichtigkeit dieses Theiles der Nervencentra durch seine relative Grösse bei dem Menschen und den höheren Thieren gelegt ist, so leicht derselbe verhältnissmässig dem Experiment zugänglich ist, so oberflächlich ist doch noch unser Wissen über seine Leistungen. Weder anatomische Untersuchung, noch vergleichende Anatomie, noch physiologische Versuche, noch pathologische Beobachtungen, keines der zu Gebote stehenden Forschungsmittel hat bis jetzt mehr als die allgemeinste Erkenntniss und einzelne Streiflichter der Physiologie zugeführt. Die Hemisphären bestehen aus weisser Substanz und einem oberflächlichen Ueberzug von grauer Substanz, die weisse Substanz wie überall aus Fasern, welche von den Centraltheilen des Hirns nach der Oberfläche ausstrahlen, um hier in der grauen Substanz in Beziehung zu den massenhaft angehäuften Centralapparaten, den Ganglienzellen, zu treten.

Bekanntlich zeigt die Oberfläche der Hemisphären eine grosse Anzahl von Windungen, sogenannter Gyri, deren Zahl und Gestalt nicht allein bei verschiedenen Thieren, sondern auch bei verschiedenen Individuen verschieden ist; die Bedeutung dieser Windungen ist keine andere, als die der Darmschleimhautfalten: eine Oberflächenvergrösserung. Durch diese Faltung der Gehirnoberfläche ist die Unterbringung einer beträchtlich grösseren Masse der nach aussen gelegten grauen Substanz einfacher erreicht, als bei glatter Oberfläche durch eine entsprechende Vergrösserung des Schädeldaches; es ist dadurch möglich, dass eine Schädelhöhle von geringerem Rauminhalt grössere Mengen der die graue Hemisphärensubstanz bildenden Centralapparate enthalten kann, als eine solche von grösseren Dimensionen; es ist endlich durch diese Einrichtung eine nachträgliche Vermehrung der grauen Substanz nach vollendeter Ausbildung des knöchernen Gewölbes ermöglicht, sei es durch Vermehrung der Zahl oder Vertiefung der Furchen zwischen den Windungen. Die vielfachen Bestrebungen, die einzelnen Windungen als functionell differente Gebilde, als die gesonderten Organe verschiedener Seelenactionen zu erweisen, sind nutzlose, irrationelle; die Furchungen zwischen den Windungen dürfen keines Falls als Gränzen verschiedener Bezirke und Systeme von Centralapparaten aufgefasst werden, die graue Substanz der Hemisphären bildet ein einziges Continuum ohne anatomisch sichtbare Parcellirung. Der Verlauf der Fasern [2] in der weissen Substanz, ihre Herkunft und Ziel sind kaum in den gröbsten Grundzügen erkannt; wahrscheinlich sind alle Fasern derselben in zwei Systeme unterzubringen; das eine bilden diejenigen, welche aus den grauen Massen der Centraltheile des Hirns, der Streifen und Sehhügel, und zum Theil mittelbar aus den Hirnstielen entspringend zur grauen Substanz der Windungen laufen; das zweite diejenigen, welche der Balken und die weissen Commissuren nach beiden Seitenhälften hin zur oberflächlichen grauen Substanz schicken, und welche daher als Commissurenfasern der beiderseitigen Apparate, entsprechend den Commissurenfasern zwischen den Zellen der grauen Vorderhörner des Rückenmarks zu betrachten sind. Ebensowenig als wir das anatomische Verhältniss der Fasern des ersten Systemes zu den grauen Kernen und genauer gesagt, zu den angehäuften Ganglienzellen der Mittelgebilde des Hirns, und alle ihre von hier aus vermittelten weiteren Verbindungen mit anderen Innervationsheerden und peripherischen Faserzügen näher zu bezeichnen vermögen, ebensowenig sind wir im Stande, jetzt schon die Endschicksale der Fasern beider Systeme in der grauen Substanz der Windungen auf sichere Beobachtungen hin anzugeben. Nur aus der Analogie dürfen wir folgern, dass auch hier die Insertion aller Fasern in Ganglienzellen und die gegenseitige Verbindung der letzteren zu Systemen ausnahmsloses Gesetz ist; eine freie Endigung der Fasern in der grauen Substanz ist ebenso unwahrscheinlich und physiologisch unverwerthbar, als eine schlingenförmige Umbiegung, welche KOELLIKER öfter gesehen zu haben behauptet. Die graue Substanz, an welcher sich mehrere Schichten unterscheiden lassen, besteht, wie

überall, aus einer bindegewebigen Grundlage mit zahlreichen feinen Capillarnetzen, aus zahlreichen Nervenzellen mit ihren Ausläufern, und den von aussen eingetretenen Nervenröhren. Die Ganglienzellen gehören alle zu den kleineren, wiewohl sie unter sich von verschiedener Grösse und Gestalt sind; sie scheinen sämmtlich multipolar zu sein, zum Theil verästelte Fortsätze zu haben; wahrscheinlich gehört auch hier ein guter Theil der beschriebenen kleinsten Zellen mit feinsten verästelten Ausläufern zu den Bindegewebskörperchen.

Die Hemisphären des grossen Hirns sind die Organe der höheren Seelenthätigkeiten. Die Vermögen der Seele, Vorstellungen und Urtheile zu bilden, das Gedächtniss, finden in den Apparaten der grauen Hemisphärensubstanz ihre materiellen Werkzeuge. Vorgänge in diesen Apparaten sind es, welche die physischen Bedingungen der continuirlichen Gedankenkette bilden; eben diese Apparate sind die Heerde der Leidenschaften. Die Frage, ob Empfindungs- und Willensvermögen in denselben ihren Sitz haben, haben wir schon oben erörtert, ohne zu sicherer Entscheidung kommen zu können. Wahrscheinlich liegen die nächsten Centralapparate der motorischen und sensibeln Nerven in den grauen Kernen der Mittelgebilde des Hirns, und stehen nur mittelbar mit der grauen Rindensubstanz des grossen Hirns in Verbindung. Vielleicht dürfen wir voraussetzen, dass der Gedanke, welcher eine Willensäusserung erweckt, in der Hemisphäre entsteht, und von hier aus durch Communicationsbahnen auf jene Endapparate der motorischen Nerven wirkt, durch deren Thätigkeit sodann der Wille die Nerven erregt. Andererseits löst die Erregung einer sensibeln Faser vielleicht zunächst in den Elementen der Basalganglien einen Empfindungsprocess aus, und von hier aus geht ein weiterer Leitungsprocess zu den Elementen der Hemisphärenrinde, um hier eine Vorstellung, welche an die Empfindung sich knüpft, zu erzeugen. Henle[3] hat früher die einfache Empfindung und das Bewusstwerden der Empfindung als zwei verschiedene, zeitlich trennbare Vorgänge darzustellen gesucht, und für beide verschiedene Organe angenommen. Das Empfinden soll die specifische Thätigkeit der sensibeln Nervenfaser selbst, das Bewusstwerden der Empfindung eine Action des Hirns sein. In dieser Fassung ist die Ansicht keinesfalls richtig. Die Nervenfaser selbst, als einfacher Leiter, ist nicht Empfindungsapparat, ihre Thätigkeit im Erregungszustand ebensowenig ein Empfindungsprocess, als der den elektrischen Strom leitende Kupferdrath ein Telegraph, seine Thätigkeit die telegraphische Zeichensprache. Allein, wenn Empfindung und Bewusstwerden der Empfindung wirklich nicht identisch sind, so wäre vielleicht die Entstehung der Empfindung in die nächsten Endapparate der sensibeln Fasern, z. B. in die Streifenhügel zu verlegen, von denen sie secundär den Hemisphären zur Einführung in's Bewusstsein übergeben würde. Allein es ist sehr fraglich, ob wir berechtigt sind, Empfindung und Bewusstsein derselben auseinander zu halten; wir kennen kein Empfinden ohne Bewusstsein, die Empfindung kommt eben nur dadurch, dass wir uns derselben bewusst werden, zur Erscheinung. Die weitere Erörterung dieses Punktes führt

zu äusserst difficilen Fragen, für welche die Physiologie keine Schlüssel hat. HENLE führt für jene Sonderung an, dass wir z. B. einen Ton während seiner Entstehung überhören, uns aber später bewusst werden, ihn gehört zu haben. Die Thatsache steht fest, aber nicht die Deutung. Durch eine eigenthümliche, ihrem Wesen nach aber gänzlich unbekannte Anstrengung der Seele, die wir Aufmerksamkeit nennen, sind wir im Stande, die Empfänglichkeit der Seele für einzelne Empfindungsvorgänge zu erhöhen, so dass unter tausend gleichzeitigen Erregungen sensibler Fasern von verschiedener Leistungsfähigkeit doch nur das Resultat der Erregung einer oder weniger derselben klar und bestimmt vor das Bewusstsein tritt, die Thätigkeit aller übrigen der Seele entgeht. Während gleichzeitig zahlreiche Tastnerven durch Druck oder Wärme, Hörnerven durch Schallwellen, Sehnerven durch Lichtwellen erregt sind, können wir durch die Lenkung der Aufmerksamkeit bewirken, dass nur ein einziger Sinnesnerv, ja von diesem wiederum nur eine einzige der gleichzeitig erregten Fasern ihre Erregung in eine deutlich bewusste Empfindung umsetzt. Wie ist dies zu erklären? Dass die übrigen gleichzeitig erregten sensibeln Fasern auf ihre centralen Empfindungsapparate nicht einwirkten, können wir unmöglich annehmen, dass diese Apparate bei Mangel jener Thätigkeit, die wir Aufmerksamkeit nennen, für die ankommende Erregung nicht empfänglich sind, und daher keinen Empfindungsprocess zu Stande bringen, können wir nicht beweisen, und wäre es der Fall, so wäre ein weiteres unlösbares Problem zu ergründen, worin die Aufmerksamkeit besteht, und auf welche Weise sie direct befördernd, indirect inhibirend auf die Thätigkeit der Empfindungsapparate wirkt. Oder sollen wir mit HENLE annehmen, dass zwar Empfindungen in normaler gesetzmässiger Weise durch alle die gleichzeitig erregten sensibeln Fasern erzeugt, nur diejenigen aber, welche die Aufmerksamkeit auswählt, zu bewussten gemacht werden? Eine physiologische Anschauung hierüber zu bilden, und überhaupt zu erklären, was Aufmerkkeit ist, und wie sie sich zu den Actionen der Empfindungsorgane verhält, ist noch eine Unmöglichkeit.

Beweise für die Bedeutung des grossen Hirns als Organ der höheren Seelenthätigkeiten werden durch alle obengenannten Forschungsmittel geliefert. Die vergleichende Anatomie zeigt uns eine vollständige Proportionalität zwischen dem Ausbildungsgrad der Hemisphären und dem Grade der vorhandenen geistigen Fähigkeiten bei verschiedenen Thieren. Während bei den Fischen bekanntlich vielfach gestritten worden ist, ob einer und welcher der Hirntheile als Analogon der Grosshirnlappen zu betrachten sei, sehen wir durch die Zwischenstufen, die bei den Amphibien und Vögeln sich finden, die höchste Entwicklungsstufe des Grosshirns der Säugethiere sich heranbilden, und unter den Säugethieren selbst beträchtliche Verschiedenheiten der Ausbildung des grossen Gehirns, der verschiedenen geistigen Befähigung entsprechend. Das entwickeltste grosse Gehirn besitzt der Mensch, wiederum in verschiedenem Grade bei verschiedenen Individuen, je nach dem Grade der geistigen Begabung. Es würde uns zu weit führen, dieses Resultat der ver-

gleichenden Anatomie des Hirns speciell zu belegen, wir bemerken nur Folgendes. Als Maassstab der Entwicklungsstufe der grossen Hemisphäre darf nicht allein ihr absolutes oder ihr relatives (zum Gesammtkörper) Gewicht betrachtet werden, sondern vor Allem fordern auch die Windungen, ihre Zahl und Tiefe, sowie die Dicke der grauen Substanz hierbei Berücksichtigung. So besitzt der Mensch nicht das absolut schwerste Gehirn (der Elephant und Delphin übertreffen ihn), wohl aber das relativ schwerste, indem sich das Hirngewicht zum Körpergewicht wie 1 : 30 verhält (beim Elephanten 1 : 500), und vor Allem die durch Zahl und Tiefe ihrer Windungen ausgezeichnetste Hemisphärenoberfläche. Leuret,[4] welcher mit ausserordentlichem Fleiss die Form und Zahl der Windungen bei allen Säugethieren studirt hat, giebt zwar zu, dass die windungsreichsten Gehirne den klügsten Säugethieren zukommen, glaubt aber, weil einige kluge Säugethiere eine geringere Zahl von Windungen zeigen, dass weder Vorhandensein, noch Zahl, noch Gestalt der Windungen in bestimmtem Verhältniss zur Grösse der geistigen Fähigkeiten stehen. Kann aber auch das Verhältniss der Windungen nicht allein als Maassstab für die Grösse der geistigen Fähigkeiten dienen, so doch sicher im Verein mit den Masseverhältnissen.[5]

Das gleiche Ergebniss liefern die physiologischen Experimente von Flourens, Longet, Magendie, Hertwig u. A. Abtragung der grossen Hemisphären, welche insbesondere von Vögeln längere Zeit überlebt wird, erzeugt einen tiefen Sopor, einen stumpfsinnigen Zustand, aber, wie wir schon oben sahen, ohne vollständige Vernichtung des Willens- und Empfindungsvermögens. Hennen, welchen das grosse Gehirn entfernt ist, bleiben zwar meist regungslos sitzen, verschlucken aber in den Mund gebrachte Objecte, laufen, wenn sie gestossen werden, fort, fliegen, wenn sie in die Luft geworfen werden, und führen doch auch unzweifelhaft spontane Bewegungen aus. Noch mehr ist dies bei Amphibien der Fall, welche ja auch nach der vollständigen Entfernung des Gehirns complicirte Bewegungen, die jedem Unbefangenen als spontane erscheinen müssen, ausführen. Eine weitere Thatsache ist, dass nach der Entfernung der grossen Hemisphären alle Zeichen einer Reaction auf die höheren Sinnesempfindungen, Gehör, Gesicht, Geruch und Geschmack fast gänzlich wegfallen. Viele Physiologen haben hieraus ohne Weiteres geschlossen, dass die Empfindungen selbst aufhörten, indem die Centralorgane der betreffenden Sinnesnerven mit den Hemisphären entfernt wären. Eine genaue Prüfung der Beobachtungen selbst lehrt die Zweifelhaftigkeit, oder wohl die Unrichtigkeit dieses Schlusses. Es scheint, dass auch nach der Operation Licht den Sehnerven erregt und eine Lichtempfindung erweckt, Schallwellen eine Tonempfindung, allein da diese Empfindungen reine Empfindungen bleiben, sich nicht mehr mit den gewohnten Vorstellungen verknüpfen können, da ferner die Erinnerung an die anerzogene Reaction auf die verschiedenen Empfindungsqualitäten unmöglich gemacht ist, bleiben eben diese Reactionen nothwendig aus. Eine enthirnte Henne sitzt auf einem Getreidehaufen, ohne zu fressen; sie rennt gegen die Wand, sie entflieht nicht vor heftigen Knallen, allein

das beweist nicht, dass Gesichts- und Schallempfindung weggefallen sind, sondern nur, dass die vom Getreidehaufen erweckte Lichtempfindung nicht mehr die durch Erfahrung gewonnene Vorstellung des Futters erweckt, die gesehene Wand nicht mehr als Hinderniss erscheint u. s. w., ja es muss sogar die Beziehung der erzeugten Lichtempfindungen auf äussere Objecte wegfallen. Uebrigens sind zuweilen auf Sinneseindrücke gewisse Reactionen beobachtet worden, welche die Persistenz des Gehörs- und Gesichtssinnes beweisen, wenn man sie nicht als einfache, ohne Dazwischenkunft einer Empfindung erzeugte Reflexe halten will. LONGET sah Tauben ihren Kopf nach einem im Kreise gedrehten Licht herumwenden, MAGENDIE sah eine Ente ihr Futter aufsuchen, LONGET sah Tauben lebhaft erschrecken und fliehen, wenn in ihrer Nähe ein Gewehr abgeschossen wurde u. s. w. Eine sichere Entscheidung, ob diese Reactionen spontane, oder nur unbewusste Reflexe sind, lässt sich freilich nicht beibringen; diejenigen, welche das Schreien und Fliehen enthaupteter Thiere (mit Erhaltung der *medulla oblongata*) als Reflexbewegung deuten, werden consequenter Weise die fraglichen Erscheinungen in demselben Sinne auslegen. Ueber Verlust oder Erhaltung des Geschmacks und Geruchs nach der Entfernung der Hemisphären ergeben die Versuche noch weniger bestimmten Aufschluss; der Geruchssinn geht meistens nothwendig verloren, weil fast immer mit der Operation Verletzung oder Entfernung der Riechnerven verbunden ist; die Reactionen der Thiere auf Einwirkung von Ammoniakdämpfen auf die Nasenschleimhaut sind natürlich nur Beweise für die Erhaltung des Gemeingefühls, nicht des Geruchs. Die pathologischen Beobachtungen an Menschen erweisen ebenfalls die Grosshirnlappen als Organ der höheren Geistesthätigkeiten. Druck auf dieselben durch Exsudate erzeugt Schwinden des Bewusstseins, Stumpfsinn, mangelhafte Ausbildung oder krankhafte Entartung derselben ist mit Idiotismus verbunden.

So weit und nicht weiter geht die physiologische Kenntniss der Functionen der grossen Hirnhemisphären, alle weiteren Angaben sind unsichere Vermuthungen oder vage Erdichtungen. Ohne alle Frage giebt es functionell verschiedene Theile der grauen Hemisphärensubstanz, verschiedene Theile des Mechanismus für verschiedene Kategorien der Seelenthätigkeit, mag nun von vornherein mit der ersten Bildung eine discrete Anlage solcher Bezirke gegeben sein, oder dieselbe erst im Dienste der Seele sich ausbilden. Wir dürfen voraussetzen, dass andere Theile dem Gedächtniss dienen, andere Theile in dieser oder jener Weise bestimmend auf die Richtung der Willenskraft einwirken, die Organe verschiedener „Triebe“ sind, wir dürfen dies voraussetzen, wenn wir gleich noch keine Ahnung davon haben, welche physischen Processe in jenen Apparaten der grauen Substanz, z. B. dem Festhalten eines Eindruckes und der Reproduction desselben in der Erinnerung zu Grunde liegen, oder die Entstehung des Geschlechtstriebes vermitteln. Wir dürfen ferner voraussetzen, dass ebenso, wie der thätige, geübte Muskel intensiver ernährt wird, auch diejenigen psychischen Apparate, welche durch eine vorherrschende Richtung der Seelenthätigkeit vorzugsweise in

Action gesetzt werden, mehr als die unthätigeren ausgebildet werden, dass z. B. mit der Uebung des Gedächtnisses eine Vermehrung der Einzelapparate, welche mit der Aufbewahrung von Eindrücken beauftragt sind, eintritt. Auf diese Voraussetzung ist die Berechtigung einer wissenschaftlichen Phrenologie basirt, der Physiologie die grosse Aufgabe gestellt, jene hypothetischen functionell gesonderten Gebiete aufzusuchen. Allein feierlichst muss die Physiologie dagegen protestiren, dass ihr, der nüchternen Wissenschaft, die voreiligen unglücklichen Lösungsversuche dieser Aufgabe zur Last gelegt, das unwissenschaftliche Dilettantenmachwerk, welches man jetzt Phrenologie getauft hat, als Eigenthum angerechnet, und die „Cranioscopie" als ebenbürtige Collegin der Mikroskopie zu ihren Forschungsmethoden gezählt werde. Ihren seichten Beobachtungen und unlogischen Interpretationen derselben, sowie ihren eigenen Uebertreibungen und Verunstaltungen des spärlichen und unsicheren thatsächlichen Materials hat die sogenannte Phrenologie den Misscredit zu danken, über welchen sie sich beklagt. Schon die gänzlich unpsychologische, rein willkührliche Zerklüftung der Seelenkräfte, welche sich die Phrenologie erlaubt hat, benimmt ihr jeden Anspruch auf den Titel einer Wissenschaft. Für eine specielle Kritik und den Versuch einer Säuberung des Metalls von den unlauteren Schlacken ist hier kein Raum. Die phrenologische Hirnlandkarte zu beschreiben, die Schädelhöcker, welche durch das darunter wuchernde Diebs-, Bau- oder Farbenorgan, oder vielleicht das gleichzeitig für „Hochmuth und Höhensinn" bestimmte Organ vorgetrieben sein sollen, aufzuzählen, wäre eine ebenso werthlose Arbeit, als die Relation der alten Ansichten über den „Sitz der Seele" und der Gründe, warum ihn Lapeyronie im Balken, Descartes in der Zirbeldrüse etc. suchte. In einer späteren Physiologie bildet hoffentlich einmal die Phrenologie ein exactes Kapitel.

Die beiden Hemisphären stellen jedenfalls auch functionell paarige Organe mit symmetrischer Anordnung der functionell verschiedenen Bezirke dar. Die häufige Unsymmetrie der Windungen ist kein Einwand hiergegen, da ja die Windungen durchaus nicht eine physiologische Sonderung repräsentiren. Die paarige Anlage war bedingt durch das paarige Vorhandensein aller sensibeln und motorischen Nervenapparate, und die Nothwendigkeit, alle in gleicher Weise mit den Organen der höheren Seelenthätigkeiten in Communication zu setzen. Die Möglichkeit des Zusammenwirkens beider Hälften, der Mittheilung von einer zur anderen ist durch die genannten Commissurensysteme, vor Allem die grosse Fasermasse des Balkens gegeben.

Function des kleinen Gehirns. Ein Blick auf die mannigfachen, himmelweit von einander verschiedenen Verrichtungen, welche man dem kleinen Gehirn andisputirt hat, lehrt, wie wenig positive Unterlagen für eine Physiologie dieses Organes vorhanden sind. Auf pathologische oder Experimental-Beobachtungen hin hat man im kleinen Gehirn bald den Sitz des Gedächtnisses, bald des Willens-, bald des Empfindungsvermögens, bald den Centralheerd aller unwillkührlichen Bewegungen, bald den Sitz eines Triebes zur Vorwärtsbewegung, bald

das Organ des Geschlechtstriebes gesucht. Den meisten Anklang hat die von Flourens aufgestellte Ansicht gefunden, dass dasselbe die Erregungen der motorischen Nerven so coordinire, wie es das Zusammenwirken verschiedener Muskeln und Muskelgruppen bei den complicirten Bewegungen erfordere. Prüfen wir kurz die Grundlagen dieser Ansichten. Die Anatomie giebt so wenig Auskunft, wie beim grossen Gehirn. Der Verlauf der Faserzüge, so einfach derselbe in den verschiedenen Schenkeln des kleinen Hirns sich zu gestalten scheint, ist doch nur ungenügend bekannt, und vor Allem das für die Physiologie wichtigste Endverhalten derselben in der grauen Substanz der verschiedenen Abtheilungen des kleinen Hirns durchaus dunkel. Bei solcher Unklarheit des Mechanismus ist an ein auf die Zergliederung desselben basirtes physiologisches Verständniss seiner Thätigkeit nicht zu denken. Wir müssen uns jetzt mit der Gewissheit begnügen, dass die Centralapparate des kleinen Gehirns sowohl mit der *medulla oblongata*, demnach mittelbar mit dem Rückenmark, als mit den verschiedenen Theilen des grossen Gehirns, theils unter sich in Verbindung stehen. Ob die *crura cerebelli ad pontem* und die Querfasern der Brücke nur eine den Balken des Grosshirns analoge Quercommissur beider Seitenhälften darstellen, ist noch ungewiss, vor Allem weil auf dem Wege dieser Fasern in der Brücke graue Substanz liegt, und daher erst zu eruiren ist, wie sie sich zu den Zellen derselben verhalten, und wenn sie in dieselbe sich inseriren, mit welchen weiteren Leitungen sie durch die Zellen in Communication gesetzt werden.

Das physiologische Experiment besteht auch hier natürlich nur in roben Reizungs- und Zerstörungsversuchen. Nach übereinstimmenden Beobachtungen erzeugt Reizung des kleinen Gehirns in der Regel weder Empfindungen noch Bewegungen, Verletzung einer Seitenhälfte bei Thieren und Menschen Störung oder Lähmung der Bewegungen in der gegenüberliegenden Körperhälfte. Dagegen bedingt gänzliche Abtragung des kleinen Gehirns oder auch angeborener Mangel desselben durchaus nicht völlige Aufhebung des Bewegungsvermögens, so dass, wie dies von Rolando geschehen, die Quelle aller willkührlichen Bewegung in diesem Organ zu suchen wäre. Flourens [6] giebt als constantes Resultat der Exstirpation des Kleinhirns Schwäche und Mangel an Coordination in den Bewegungen an. Die Thiere sind nicht im Stande, eine ruhige Stellung einzunehmen, oder eine regelrechte Locomotion auszuführen, obwohl sie fortwährend Bewegungsanstrengungen machen. Bouillaud und Longet bestätigen diese Thatsachen, Letzterer führt eine Anzahl pathologischer Beobachtungen an Menschen an, bei welchen ebenso mangelnde Sicherheit der Ortsbewegungen, Neigung zum Fallen in Folge von Störungen im kleinen Hirn sich zeigte, darunter einen interessanten Fall von angeborenem Mangel des kleinen Hirns bei einem Mädchen, welches seine Füsse schwer bewegen konnte und häufig nach vorn fiel. Freilich stehen auch andere Fälle in nicht geringer Zahl gegenüber, in denen kein Mangel der Coordination der Bewegungen zu bemerken war.[7] Eine eigenthümliche Form der Bewegungsstörung nach Entfernung oder patho-

logischen Veränderungen des Kleinhirns ist die häufig, aber durchaus nicht constant beobachtete Neigung zu Rückwärtsbewegungen. Magendie sah Tauben nach Verletzung des Kleinhirns rückwärts fliegen, Enten rückwärts schwimmen, Andral erzählt einen Fall (allerdings der einzige unter allen gesammelten Fällen) von einem Menschen, welcher in Folge von Schlägen auf das Hinterhaupt unwiderstehlich zum Rückwärtsgehen getrieben wurde; die Section ergab völlige Erweichung des kleinen Hirns. Es unterliegt nach diesen Thatsachen keinem Zweifel, dass das kleine Gehirn in naher Beziehung zu den willkührlichen Bewegungen steht, nicht als Heerd der Willenserregung, wohl aber in Flourens Sinne als Coordinationsorgan, auch nicht für alle Muskeln, aber für gewisse Gruppen, insbesondere die Locomotionsmuskeln. Andere Muskelsysteme haben ihre Coordinationscentra anderwärts, die Respirationsmuskeln z. B. im verlängerten Mark. Die Magendie'sche Interpretation, die Annahme, dass das Kleinhirn der Sitz eines Vorwärtsbewegungstriebes sei, haben wir schon oben als unphysiologisch zurückgewiesen; die häufig aber nicht constant eintretende Rückwärtsbewegung ist eben auch nur ein Resultat mangelhafter Coordination der Locomotionsmuskeln. Eine solche coordinirende Thätigkeit ist nach den jetzigen Anschauungen nur erklärlich durch die Gegenwart combinirter Ganglienzellensysteme, welche sowohl mit den Heerden der Willenserregung, als mit den im Rückenmark herabsteigenden Leitfasern und durch diese endlich mit den peripherischen Nerven der zugleich in Thätigkeit zu setzenden Muskeln in Verbindung stehen. Es würde dann, je nachdem der Wille im grossen Hirn diese oder jene Leitung zum kleinen Hirn benutzte, und dadurch auf das eine oder andere der hypothetischen Ganglienzellensysteme wirkte, bald diese, bald jene Muskelgruppe zur Thätigkeit gebracht werden. Eine directe Begründung dieser Voraussetzung ist noch nicht im Entferntesten von Seiten der Anatomie geliefert.

Die übrigen dem Kleinhirn zugeschriebenen Verrichtungen finden in den Thatsachen theils keine ausreichenden Stützen, theils entschiedene Widersprüche. So steht dasselbe zwar wahrscheinlich in Beziehung zu den Empfindungen, wie schon sein anatomisches Verhalten zu den Hintersträngen des Rückenmarks nahe legt; allein es ist sicher nicht der Centralheerd der Empfindungen überhaupt, wie von einigen Franzosen behauptet wurde. Jenes Mädchen mit angeborenem Mangel des Kleinhirns zeigte keine Störung in ihrem Empfindungsvermögen; ebensowenig zieht krankhafte Veränderung desselben Verlust oder nur wesentliche Alteration der Thätigkeit der sensibeln Nerven nach sich; ebensowenig sind irgend welche Störungen in den höheren Geistesvermögen als Folgen von Kleinhirnaffectionen constatirt. Mit der Behauptung Gall's,[8] dass das Cerebellum das Organ des Geschlechtstriebes sei, steht es ebenso schlecht, als mit den meisten phrenologischen Attributen einzelner Hirnparthien. Wir finden keinen besseren Beweisgrund, als die zuweilen bei Leiden des Kleinhirns, insbesondere Blutergüssen in dasselbe, beobachteten häufigen Erectionen des Penis, oder auch angebliche Herabsetzung des Geschlechtstriebes bei solchen Kranken. Abgesehen davon,

dass die Erectionen keine constanten Folgen der Kleinhirnaffectionen sind, dass sie ebenso häufig oder noch häufiger auch bei Leiden anderer Theile des Gehirns, namentlich des verlängerten Markes, auftreten, ja dass vielleicht Leiden des kleinen Gehirns nur mittelbar durch Druck auf die Medulla oblongata die Steifung des Gliedes herbeiführen (LONGET), ist der GALL'sche Schluss an sich nichtssagend. Bei nüchterner Betrachtung könnte man doch zunächst nur schliessen, dass das kleine Gehirn in irgend einer Beziehung zu dem Vorgange der Erection, von deren Abhängigkeitsverhältniss vom Nervensystem wir überhaupt noch nichts wissen, stehe.[9]

Function des verlängerten Markes. Die *medulla oblongata* ist in mehrfacher Beziehung einer der wichtigsten Theile des Centralnervensystems; sie ist der Knotenpunkt einer grossen Anzahl von Faserzügen, und in Bezug auf die Mannigfaltigkeit der in ihr stattfindenden Communicationen wohl ein noch wichtigeres Coordinationscentrum, als das kleine Gehirn. Wir haben genügende Beweise für diese hohe Wichtigkeit bereits kennen gelernt. Eine grosse Anzahl der Hirnnerven finden im verlängerten Mark ihre nächsten Centralheerde, und werden von hier aus in mannigfache Communication mit anderen Systemen gesetzt. Für die vom Rückenmark aufsteigenden motorischen und sensibeln Leiter bildet es nicht allein ein Durchtrittsorgan, in welchem sie theilweise die Ordnung ihres Verlaufes ändern (Kreuzung der Pyramiden), sondern, wie aus zahlreichen Thatsachen hervorgeht, bereits ein wichtiges Coordinationscentrum. Wir erinnern an die complicirten Reflexbewegungen, welche bei enthirnten Thieren vom Rumpf aus hervorgerufen werden können, sobald die *medulla oblongata* erhalten ist, an die Mannigfaltigkeit der ohne nachweisbare Reize eintretenden (spontanen) Bewegungen enthaupteter Thiere mit unversehrtem verlängerten Mark, wir erinnern an die Beherrschung eines der zusammengesetztesten Muskelsysteme, der Respirationsmuskeln, von einer beschränkten Stelle des in Rede stehenden Hirntheiles aus. Eine kleine, wenige Linien umfassende graue Parthie ist es, deren Verletzung momentan den Tod durch urplötzlichen Stillstand der Athembewegungen bedingt, während das gesammte grosse Gehirn mit seinen Basalganglien abgetragen werden kann, ohne dass die wesentlichsten Glieder der vegetativen Lebensprocesse, Athmung und Herzthätigkeit, unmittelbar alterirt oder gar sistirt werden.

Die anatomischen Verhältnisse der *medulla oblongata* sind durchaus noch nicht bis zu der für die physiologische Verwerthung erforderlichen Klarheit eruirt. Der Nachweis des Verlaufs der gröberen Faserzüge, die genaue Auffindung aller discreten Parthien grauer Substanz genügen in dieser Beziehung nicht; es kommt hier, wie bei allen Theilen der Nervencentra, darauf an, den feineren mikroskopischen Mechanismus, das Verhalten der Fasern zu den Zellen, die Verbindung der Zellen zu Systemen, der Systeme durch Anastomosen untereinander in Zukunft aufzuklären. So gilt es z. B. von den Zellen des FLOURENS'schen Lebensknotens aus einerseits die Erregungsbahnen, welche zu den verschiedenen Ursprungszellensystemen der motorischen Fasern der Respirationsmuskeln gehen

müssen, andererseits die Bahnen, durch welche er mit anderen Innervationsheerden communicirt, die Anastomosen mit dem Trigeminus, welcher reflectorisch seine „automatische" Erregungsthätigkeit modificirt u. s. w., zu ermitteln. Keine einzige dieser von der Physiologie gestellten Specialaufgaben ist bis jetzt gelöst, wie aus den obigen Erörterungen über die Hirnnerven hervorgeht.

Fast alle Leistungen des verlängerten Markes sind bereits, so weit wir sie kennen, in den vorhergehenden Abschnitten abgehandelt, es bleibt uns zur speciellen Betrachtung eine einzige eigenthümliche Entdeckung der neuesten Zeit, eine in ihrem Wesen noch völlig räthselhafte Wirkung der Verletzung des verlängerten Markes an gewissen Stellen. Bernard fand zuerst, dass bei Kaninchen nach Verletzung des Bodens der vierten Hirnhöhle Zucker im Harn erscheint; die Beobachtung ist später von vielen Seiten her bestätigt, und durch zahlreiche Experimente die betreffende Stelle, deren Irritation den Diabetes erzeugt, näher ermittelt, leider aber durchaus noch nichts Positives über die Art des ursächlichen Zusammenhanges dieser Secretionsanomalie mit dem Eingriff in das verlängerte Mark festgestellt worden.[10] Alle von Bernard selbst und Anderen aufgestellten Erklärungen sind unerwiesene oder bereits als irrig erwiesene Hypothesen. Das Experiment[11] selbst, die von Bernard sogenannte Piqûre besteht darin, dass man bei lebenden Kaninchen einen besonders dazu angegebenen Troiquart durch das Hinterhauptbein an einer bestimmten Stelle schräg nach vorn bis zur Basis einbohrt. Ist die richtige Stelle des verlängerten Markes getroffen, so sondert das Thier in vermehrter Quantität einen klaren, sauer reagirenden Harn ab, in welchem durch die Trommer'sche Probe bereits $1^1/_2$ Stunde nach der Operation Zucker nachweisbar ist; 6 Stunden nach der Operation pflegt kein zuckerhaltiger Harn mehr ausgeschieden zu werden. Was nun die zu verletzende Stelle der Medulla betrifft, so herrscht darüber noch keine vollständige Klarheit. Bernard führte den Versuch zuerst in der Absicht aus, die Ursprungsstelle der Vagi zu reizen, und den Einfluss dieser Reizung auf die Zuckerbildung in der Leber zu prüfen; er gab demgemäss auch die *ala cinerea*, bis zu welcher der Vagus verfolgt ist, als die zu piquirende Stelle an. Diese Angabe bestätigt sich indessen nicht; R. Wagner und Schrader fanden, dass, wenn die Verletzung auf den grauen Keil beschränkt ist, gerade kein Zucker im Harn erscheint, regelmässig aber, wenn die zunächst vor dem grauen Keil gelegene Parthie innerhalb einer Entfernung von 5 Mm. von dessen vorderem Ende gereizt wird. Lehmann und v. Becker erzeugten zuweilen Diabetes, wenn der Stich beträchtlich weit vor der *ala cinerea*, in die Brücke, die *crura cerebelli ad pontem* gegangen war, Uhle erhielt günstige Resultate, auch wenn die Verletzung die Mittellinie nicht genau getroffen hatte. Etwas Genaueres über die Elemente, deren Durchschneidung bei dieser doch sehr groben Verletzung wirksam ist, wissen wir nicht; v. Becker's Hypothese, dass es die als *fibrae transversae* bezeichneten Querstreifen des verlängerten Markes und die Querfasern der Brücke seien, steht ohne allen Beweis da. Was nun die Erklärung

dieser merkwürdigen Erscheinung betrifft, so steht zunächst fest, dass das Auftreten von Zucker im Harn die Folge einer gesteigerten Anhäufung desselben im Blute ist. Durch vielfache Versuche von LEHMANN, UHLE, v. BECKER u. A. ist dargethan, dass jede Vermehrung des im Blut normal vorhandenen Zuckers über einen gewissen Procentgehalt, gleichviel wodurch diese Vermehrung hervorgebracht wird, einen Durchtritt des Zuckers durch die Nierencapillaren bedingt. v. BECKER, welcher das Blut jedesmal nach der Piqûre untersuchte, fand, dass der Diabetes unzweifelhaft eintritt, wenn der Zuckergehalt des Blutes auf 0,5 % gestiegen ist. Wie aber bewirkt die in Rede stehende Operation eine solche Anhäufung des Zuckers im Blute? Bewirkt sie eine vermehrte Bildung desselben in der Leber? Oder hemmt sie auf irgend eine Weise die normale Zersetzung des in der Leber gebildeten oder vom Darm aus aufgenommenen Zuckers? Eine bestimmte Antwort ist nicht zu geben; BERNARD's ursprüngliche Theorie, welcher den Diabetes als Folge der Verletzung der Vaguswurzeln betrachtete und als Beweis dafür angab, dass auch nach Durchschneidung der beiden Vagi am Halse Diabetes eintrete, ist damit widerlegt, dass die wirksame Verletzungsstelle nicht der Ursprung der Vagi ist, und, wie spätere Beobachter (SCHRADER) sich überzeugten, die Section der Vagi keinen Diabetes erzeugt, wohl aber nach derselben die Piqûre noch günstigen Erfolg hat. BERNARD selbst bestätigte später letzteres negatives Resultat, und glaubt sogar gefunden zu haben, dass Vagusdurchschneidung die Zuckerbildung in der Leber herabsetzt. Da bekanntlich die normale Zersetzung des Blutzuckers, welche es zu keiner Anhäufung und Ausscheidung durch die Nieren kommen lässt, ein Oxydationsprocess ist, welchen der Zucker in dem alkalischen Blute erleidet, so lag die Hypothese nahe, dass es eine durch die Piqûre bedingte Herabsetzung der Respiration, d. h. der Sauerstoffaufnahme sei, welche den Diabetes bedinge. Diese Hypothese ist insbesondere von ALVARO-REYNOSO[1 2] vertheidigt worden; als Stützen derselben führte er an, dass überhaupt Hemmung der Respiration zum Diabetes führen könne, indem er gefunden zu haben glaubte, dass bei schweren Lungenaffectionen (Pneumonien, Emphysem, Tuberculose), in Folge der Aetherintoxication, und nach dem Genuss gewisser Medicamente, welche nach rohen Begriffen für respirationshemmende von ihm angesehen werden, Zucker im Harn auftrete. Andere Beobachter, wie UHLE, haben bei sorgfältiger Anwendung der Zuckerproben diese Angaben REYNOSO's nicht bestätigt gefunden; es fällt damit auch die Hypothese in Ermangelung besserer directer Beweise zusammen. v. BECKER versuchte es, einen directen Gegenbeweis gegen dieselbe zu liefern, indem er bei Kaninchen vor und nach der Piqûre durch sorgfältige Respirationsversuche die Menge der gebildeten Kohlensäure als Maass der Intensität des Oxydationsprocesses bestimmte. Er fand nach der Operation eine geringe Zunahme der gebildeten Kohlensäure; lässt sich auch nicht entscheiden, von welchem Moment diese Zunahme zunächst bedingt ist, so ist doch dieses Resultat jedenfalls der Hypothese von REYNOSO ungünstig.

ECKHARD rechnet die Stelle des verlängerten Markes, deren Verletzung den Diabetes erzeugt, zu denen, von welchen „automatische Erregungen“ ausgehen; ihre automatische Erregung soll dahin wirken, dass das Erscheinen des Zuckers im Harn auf irgend eine Weise verhindert wird. Abgesehen davon, dass hierin durchaus keine Erklärung liegt, vermissen wir auch jeden Beweis für die fingirte „automatische“ Thätigkeit; es ist ja noch nicht einmal erwiesen, ob das Erscheinen von Zucker Folge einer Reizung oder einer Lähmung durchschnittener Nervenfasern an der betreffenden Stelle ist.[13]

Von einer gesonderten Functionslehre der übrigen Hirntheile sehen wir ab; das Wenige, was wir über die Leistungen einzelner wissen oder vermuthen, ist bereits untergebracht, für eine Anzahl anderer anatomisch abgegränzter Hirnparthien fehlt uns jeder Fingerzeig zur Erkenntniss ihrer physiologischen Bestimmung.

[1] Auch hier ist vor Allem auf LONGET's ausführliches Werk zu verweisen. — [2] Vergl. KOELLIKER, *mikroskop. Anat.* II. 1, pag. 474 u. 482. — [3] HENLE, *allgem. Anat.* pag. 717. — [4] LEURET, *Anatomie compar. du syst. nerv. consid. dans ses rapports avec l'intelligence*, Paris 1839, Tome I. — [5] Eine vergleichende Betrachtung einer menschlichen Gehirnsammlung überzeugt von den beträchtlichen Differenzen, welche Zahl und Tiefe der Windungen zeigen, zu welchen nach LONGET beträchtliche Verschiedenheiten in der Dicke der grauen Rindenschicht hinzukommen. Dafür, dass auffallender Windungsreichthum mit hervorstechenden geistigen Fähigkeiten zusammentrifft, werden viele Beobachtungen angeführt; eine treffliche Bestätigung hierfür ist es, dass nach R. WAGNER's Beobachtungen das Gehirn des grossen GAUSS nicht an Grösse, wohl aber an Windungsreichthum alle damit verglichenen augenscheinlich übertrifft. — [6] FLOURENS, *rech. expériment. sur les fonct. etc.* — [7] Vergl. ANDRAL, *clinique médicale*, Tome V. pag. 706. — [8] GALL, *sur les fonct. du cerveau et sur celles de chacune de ses Parties*, Paris 1825, Tome III. pag. 245. — [9] Nur ein Beispiel für die naive Art der Beweisführung der Phrenologen. Als Zeugniss für die Bedeutung des Kleinhirns als Organ des Geschlechtstriebes findet man folgenden Fall angeführt. Einem in Venere sehr excedirenden Jäger wurde durch einen Säbel das Hinterhauptsbein abgehauen; dass derselbe während der 38 Tage, welche er unter heftigen Schmerzen noch lebte, die Lust zum geschlechtlichen Umgange verloren hatte, beweist jene Bestimmung des Kleinhirns! Dass die vom Berichterstatter ausdrücklich hervorgehobenen heftigen Schmerzen die Lust verleiden könnten, oder dass vielleicht das verlängerte und Spinalmark, welches die Section ebenfalls als krankhaft verändert erwies, auf die Herstellung soliderer Grundsätze bei dem Kranken Anspruch haben könnten, hat man in Betracht zu ziehen nicht für nöthig befunden. — [10] Vergl. CL. BERNARD, *Compt. rend.* Tom. XXVIII. pag. 393 und Tom. XXXI. pag. 574; *Gaz. méd. de Paris* 1852, No. 5, pag. 72; UHLE, *exper. de saccharo in urin. aliquamdiu transeunte, Diss. inaug. Lips.* 1852; SCHRADER, *über d. Erzeug. von Diabetes bei Kaninchen etc., Götting. gel. Anz.* 1852, März, pag. 49; R. WAGNER's *neurolog. Unters.* pag. 233; v. BECKER, *über das Verh. des Zuckers beim thier. Stoffwechsel, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. V. pag. 170. — [11] Das Experiment gelingt nur nach einiger Uebung, ist daher Anfangs häufig mit negativem Erfolg wiederholt worden. Der BERNARD'sche Troiquart ist eine Nadel, welche kurz vor ihrer Spitze zwei ½''' breite scharfe Flügel hat. Am Ende der *sutura sagittalis* trifft man auf zwei hintereinanderliegende kleine Höcker des Hinterhauptsbeines; dicht hinter dem zweiten, zwischen ihm und dem eigentlichen Hinterhauptshöcker, durchbohrt man den Knochen, und sticht dann rasch die Nadel mit nach rechts und links gerichteten Flügeln bis zum Basilartheil des Hinterhauptes ein. Ist die Nadel zu weit nach hinten in das verlängerte Mark gedrungen, so folgt oft augenblicklicher Tod durch Zerstörung des Lebensknotens, oder der Tod tritt nach Stunden, selten nach Tagen unter denselben Erscheinungen, welche die Section der Vagi am Halse herbeiführt, ein. Ist die Nadel vor dem grauen Keil eingedrungen, so zeigen sich meist heftige Convulsionen, welche, wenn der Stich seitlich getroffen hat, in Folge einseitiger Lähmungen den Charakter der Rollbewegung annehmen. — [12] ALVARO-REYNOSO, *Compt. rend.* Tome XXXIII. pag. 410, 521 und 606, Tome XXXIV. pag. 18. — [13] Nach neueren, mir eben erst im Original zu Gesicht gekom-

menen vergleichenden Beobachtungen von Brown-Séquard (*experim. research. applied to phys. and path.* New-York 1853) ist nicht bei allen Thieren schneller Tod die Folge der Entfernung der *medulla oblongata*; ja bei manchen Thieren wird diese Operation geraume Zeit überlebt. So beträgt nach Brown-Séquard das Maximum der Lebensdauer nach derselben bei Fröschen und Salamandern 4 Monate, bei Kröten 4—5 Wochen, bei Schildkröten 9—10 Tage, bei Schlangen und Eidechsen 4—7 Tage, bei Fischen 1—6 Tage, bei Vögeln 2—21 Minuten, bei winterschlafenden Säugethieren 1 Tag, bei neugeborenen Hunden, Katzen und Kaninchen 34—46 Minuten, bei erwachsenen 3—3¼ Minute. Je höher die äussere Temperatur, desto schneller tritt der Tod ein; so sterben selbst Frösche bei 30—40° C. schon nach wenigen Minuten. Diese Thatsachen sind kein Einwand gegen die Bedeutung der *medulla oblongata* und des sogenannten *noeud vital* als Athmungscentrum; die Lebensdauer nach dessen Entfernung hängt von dem Grade ab, in welchem der Athmungsvorgang bedingend in den gesammten Stoffwechsel eingreift, je weniger unmittelbar dies geschieht, desto länger kann der Ernährungsprocess ohne Gaswechsel fortbestehen. Die lange Lebensdauer der Frösche erklärt sich durch den Umstand, dass bei diesen Thieren ein beschränkter Gaswechsel auch durch die äussere Haut von Statten geht; sie erhalten sich daher auch länger in Sauerstoffgas als in atmosphärischer Luft.

PHYSIOLOGIE DES SYMPATHICUS.

§. 260.

Allgemeines. Mit dem Namen des sympathischen oder vegetativen oder Gangliennervensystemes bezeichnet die Anatomie bekanntlich jenes durch zahlreiche, in den Verlauf seiner Aeste eingeflochtene Ganglienknoten ausgezeichnete Fasersystem, als dessen centraler Grundstock der längs der Wirbelsäule jederseits herablaufende sogenannte Gränzstrang betrachtet wird, dessen peripherische Ausbreitung vorzugsweise in den Eingeweiden sich findet. Die Anatomie pflegt die mit den hinteren Wurzeln der Spinalnerven und den Wurzeln vieler Hirnnerven verbundenen Nervenknoten nicht zum sympathischen, sondern zum Cerebrospinalsystem zu rechnen, weist aber eine vielfache Communication beider Systeme durch verbindende Faserzüge nach. Die physiologische Begriffsbestimmung des sympathischen Systemes und seines Verhältnisses zum cerebrospinalen ist eine sehr schwankende gewesen, und heutzutage noch nicht unbestritten festgestellt; die älteren Anschauungen, auf welche die Namen Sympathicus und vegetative Nerven begründet wurden, sind dem jetzigen Standpunkt der Nervenphysiologie durchaus nicht mehr entsprechend. Lange haben sich zwei extreme Ansichten gegenüber gestanden; der Streit, ob der Sympathicus als selbstständiges, vom Cerebrospinalsystem functionell unabhängiges System oder nur als ein von Gehirn und Rückenmark als Centralorganen abhängiges Zweigsystem zu betrachten sei, hat sich bis zum heutigen Tage hingezogen, während, wie so häufig, die Wahrheit in der Mitte liegt, das Gangliennervensystem in gewissem Sinne selbstständig, in anderen Beziehungen von dem Einfluss des Hirns und Rückenmarks abhängig ist. Es lehrt dies schon eine unbefangene Würdigung der anatomischen Verhältnisse nach den jetzt zur Geltung gelangten physiologischen Anschauungen; es bestätigen es die Ergebnisse des physiologischen Experiments. Die Anatomie lehrt uns, dass der Sympathicus Centralheerde besitzt, welche in discreten Parthien grauer Nervensub-

stanz in Form der Ganglienknoten bestehen, deren functionelle Analogie mit der grauen Substanz des Hirns und Rückenmarks aus ihrer histiologischen Uebereinstimmung mit dieser zu erschliessen ist. Die Verfolgung der Fasern lehrt uns, dass wir zwei Klassen von Fasern zu unterscheiden haben, solche, welche von den Ganglien entspringend, in peripherischen Organen endigen, und solche, welche Anastomosen zwischen den discreten Centralheerden bilden; einen Theil der letzteren machen diejenigen Fasern aus, welche zwischen den Ganglien des Sympathicus und der grauen Substanz des Cerebrospinalorgans Communication herstellen. Die Spinalganglien und die Ganglien der Hirnnerven als nicht zum Sympathicus gehörig zu betrachten, ihnen eine andere allgemeine physiologische Stellung zum Cerebrospinalsystem einzuräumen, als den Nervenknoten des Gränzstranges, hat nicht einen Schein von Recht für sich. Soll überhaupt das Gesammtnervensystem in verschiedene Systeme nach physiologischen Principien gespalten werden, so kann dem Cerebrospinalorgan als dem einen, durch gewisse ihm eigenthümliche Leistungen charakterisirten System, ein Gangliennervensystem, welches zwar viele, aber nicht alle Functionen mit jenem gemein, dafür aber auch selbst eigenthümliche hat, nur dann gegenübergestellt werden, wenn wir zu demselben alle ausserhalb der Cerebrospinalachse gelegenen separirten Parthien grauer Substanz und die mit ihren Zellen in anatomischer Verbindung stehenden Faserzüge rechnen. Wie weit durchgreifende und wesentliche functionelle Differenzen zwischen den so abgegränzten Systemen vorhanden sind, wird aus der Functionslehre des sogenannten Sympathicus hervorgehen. Begreiflicher Weise dürfen zu dem zweiten System nicht auch jene Anhäufungen von Ganglienzellen gerechnet werden, welche jetzt als den peripherischen Ausbreitungen der höheren Sinnesnerven angehörig nachgewiesen sind, und welche wir als Endorgane der betreffenden sensibeln Hirnfasern kennen gelernt haben. Vielleicht findet man auch an den Enden einzelner Gangliennervenfasern analoge peripherische Apparate, welche den centralen Ursprungszellen derselben ebenso gegenüberstehen, als die Ganglienzellen der Retina den centralen Endzellen des Sehnerven. Es ist nun aber leicht zu beweisen, dass jene beiden von einander geschiedenen Systeme doch nur Theile eines einigen, zusammenhängenden Hauptsystems sind, dass durch directe anatomische Communication beider der durch zahlreiche physiologische Thatsachen unzweifelhaft erwiesene Wechselverkehr beider, und Einfluss der Thätigkeit des einen auf die des anderen möglich gemacht ist. Die Sonderung kleiner Parthien grauer Nervensubstanz als zerstreute Ganglienknoten von der compacteren Masse des Gehirns und Rückenmarks, und deren Vertheilung an der Peripherie erscheint daher nicht durch unverträgliche Gegensätze und völlige Unabhängigkeit beider Systeme von einander bedingt, sondern gewissermaassen nach dem Princip einer zweckmässigen Arbeitstheilung angeordnet, etwa so, wie im Staatshaushalt die Gelder auf eine Anzahl verschiedener Kassen von verschiedener Bestimmung, aber wohlorganisirtem Wechselverkehr untereinander vertheilt sind. Im Grunde ist daher kaum eine strengere Gränze zwischen

Sympathicus und Cerebrospinalsystem als zwischen den einzelnen Innervationsheerden des letzteren, die auch zum Theil für sich eine gewisse Selbstständigkeit, manche Functionen unter sich gemein, manche eigenthümlich haben, und doch untereinander in innigstem Zusammenhang und functionellem Verkehr stehen, zu ziehen. Wie die Medulla oblongata selbstständig, ohne das Gehirn, die Athembewegungen coordiniren, den Herzschlag reguliren, vielleicht das Rückenmark ohne Gehirn Empfindung und Willen vermitteln kann, und doch verlängertes Mark und Rückenmark andrerseits auf die Thätigkeit des Gehirns bestimmend einwirken und selbst Anregung zur Thätigkeit und Bestimmung des Modus derselben zum Theil erst vom Gehirn aus erhalten, so können die Ganglien von sich aus ohne Mitwirkung des Cerebrospinalorgans Bewegungen hervorrufen, können selbstständig absonderungserregend auf Drüsen wirken, können aber auch zu beiden Thätigkeiten durch einen vom Hirn aus ihnen zugeleiteten Einfluss bestimmt werden. Wie das Rückenmark ohne Gehirn Reflexbewegungen vermittelt, das Hirn aber durch einen zum Rückenmark geleiteten Erregungsvorgang diese Bewegungen hemmen kann, so besitzen die nach obiger Begriffsbestimmung unzweifelhaft zum sympathischen System gehörigen Ganglien des Herzens das Vermögen, selbstständig, ohne Zuthun irgend eines anderen Theiles des Nervensystemes, das Herz zur Contraction zu bringen, und doch steht ihre Thätigkeit unter dem Einfluss des Cerebrospinalorgans, indem dasselbe durch den Vagus ihre Action periodisch hemmt.

Eine allgemeine Charakteristik der Leistungen des Gangliennervensystemes dürfte folgendermaassen zu fassen sein: Die graue Substanz der Ganglien hat wie die des Hirns und Rückenmarks das Vermögen, auf motorische von ihr entspringende Leiter erregend zu wirken, und dadurch Muskelfasern zur Zusammenziehung zu bringen. Dieser von den Ganglien ausgehende Bewegungsanstoss ist kein willkührlicher, es bleibt daher zu entscheiden, ob er als automatischer Process zu betrachten, oder ob er auf reflectorischem Wege zu Stande kommt. Dass die Ganglien die Organe für reflectorische Uebertragung sind, ist unzweifelhaft, fraglich aber, ob sie nicht nebenbei zur „Selbsterregung" befähigt sind. Dass die Ganglien nicht Willensorgane sind, ist der einzige wesentliche Unterschied derselben vom Cerebrospinalorgan in Bezug auf die motorische Thätigkeit, letzteres theilt dagegen mit ihnen die Fähigkeit, auch unwillkührliche automatische und reflectorische Bewegungen zu vermitteln, und zwar nicht nur in animalischen, sondern auch in organischen Muskelfasern. Für letztere führen wir als Beispiel die von Pflueger entdeckte Contraction der Gefässmuskeln durch Erregung vorderer Spinalwurzelfasern an. Das Gangliensystem scheint ferner wie das Cerebrospinalsystem bewegungshemmende Einrichtungen zu besitzen; der Wirkung des erregten Vagus auf die Herzbewegung ist die Wirkung des gereizten Splanchnicus auf die peristaltischen Bewegungen der Därme vollständig analog.

Unentschieden ist bis jetzt die Frage: besitzt das Gangliensystem die Fähigkeit, ohne Mitwirkung von Hirn und Rückenmark Empfin-

dung zu vermitteln? Dass die vom Sympathicus versorgten Theile empfindlich sind, ist ausser Zweifel, streitig dagegen, ob die betreffenden sensibeln Leitfasern ihre centralen Empfindungsapparate in den Nervenzellen der Ganglien, oder im Cerebrospinalorgan finden, ob in letzterem Falle, welcher die meisten Stimmen für sich hat, jene sensibeln Fasern als cerebrospinale, nur in die Bahn des Sympathicus verlegte zu betrachten sind, oder ob ihre nächsten Endorgane in den Ganglien liegen und erst von diesen aus mittelbare Fortsetzungen zu den Empfindungsorganen des Hirnrückenmarks gehen. Fehlen den Ganglien die Empfindungsapparate, so bildet dieser Mangel einen zweiten wesentlichen Unterschied zwischen beiden Systemen.

Die Ganglien sind, wie die graue Substanz des Hirns und Rückenmarks zur reflectorischen Uebertragung centripetal geleiteter Erregungen auf motorische Nerven befähigt, die Organe der Uebertragung sind ebenfalls Nervenzellen, als Knotenpunkte der correspondirenden Fasern.

Die Ganglien sind die Centralorgane des Nerveneinflusses auf gewisse Vorgänge des Stoffwechsels, auf Ernährung und Absonderung. Das Wesen dieses ihres Einflusses ist noch gänzlich dunkel; es scheint aber derselbe specifisches Eigenthum des Ganglienneryensystems dem Cerebrospinalorgan gegenüber zu sein; die der Absonderung und Ernährung vorstehenden Fasern des Trigeminus und Vagus gehören ihrem extracerebralen Ursprung zu Folge ebenfalls zu ersterem System. Die weitere Erörterung dieser Sätze folgt unten.

§. 261.

Anatomische Verhältnisse des Sympathicus.[1] Die Physiologie stellt auch hier an die anatomische Untersuchung folgende Aufgaben: erstens die Beschaffenheit der Elementartheile des Ganglienneryensystems zu eruiren, um ihre Verschiedenheit oder Identität mit den Elementen des Cerebrospinalsystems zu constatiren; zweitens eine klare Darlegung des Mechanismus, zu welchem diese Elementartheile unter sich und mit denen des Cerebrospinalsystemes verkettet sind; drittens Nachweis des Ortes und des Modus der peripherischen Ausbreitung und Endigung der Fasern des Sympathicus. Jede einzelne dieser Fragen hat eine grosse Geschichte, kaum eine derselben darf jetzt schon als endgültig gelöst betrachtet werden.

Die Elemente des Ganglienneryensystems sind im Wesentlichen dieselben, wie die des Cerebrospinalsystems, Nervenfasern und Nervenzellen mit denselben wesentlichen Eigenschaften; die vorhandenen mikroskopischen Verschiedenheiten berechtigen keineswegs zu der vielfach vertheidigten Annahme eigenthümlicher sympathischer Fasern und Zellen, und durch diese Eigenthümlichkeit bedingter specifischer Leistungsfähigkeit derselben. Bidder und Volkmann haben früher besondere sympathische Fasern angenommen, welche sich von den cerebrospinalen wesentlich durch ihre weit geringere Dicke, das Nichtauftreten doppelter Contouren, die Geneigtheit Varicositäten zu bilden, unter-

scheiden sollten; sie betrachteten daher alle feinen Fasern von der beschriebenen Beschaffenheit, gleichviel, ob sie in der Bahn sympathischer Nervenzweige oder Rückenmarksnerven sich vorfanden, als specifisch sympathische. VALENTIN und KOELLIKER haben die Unrichtigkeit dieser Sonderung nachgewiesen; die von BIDDER und VOLKMANN angegebenen Kennzeichen ihrer sympathischen Fasern sind weder durchgreifend noch wesentlich. Es ist richtig, dass die dem Ganglienervensystem eigenthümlichen Fasern, d. h. also diejenigen, welche ausserhalb des Hirns und Rückenmarks von Ganglienzellen entspringen, im Durchschnitt zu den feineren und feinsten Nervenfasern gehören; allein erstens kommen auch stärkere Fasern sympathischen Ursprunges (aus den Spinalganglien), und umgedreht feine Fasern entschieden cerebrospinalen Ursprunges vor, und zweitens dürfte selbst constante Durchmesserverschiedenheit nicht als wesentliche Differenz betrachtet werden. Von den sogenannten REMAK'schen (ganglиösen) kernhaltigen Fasern, welche REMAK dem Sympathicus als eigenthümlich vindicirt, ist bereits pag. 417 die Rede gewesen; ihre histiologische Natur ist nicht sicher anzugeben, am wenigsten ihre nervöse Natur erwiesen. Ihr unzweifelhafter Zusammenhang mit den kernhaltigen Scheiden der Nervenzellen wird von KOELLIKER mit Recht als Haupteinwand gegen REMAK aufgestellt.

Die Nervenzellen des Sympathicus haben ebenfalls die allgemeinen Charaktere der Nervenzellen überhaupt, zeigen aber doch einige Eigenthümlichkeiten, vor Allem ihre besonders im Spinalganglion leicht zu findende Einlagerung in kernhaltige (bindegewebige?) Scheiden, welche sich auch auf die von ihnen entspringenden Nervenfasern zum Theil erstrecken, und nach KOELLIKER die REMAK'schen Fasern darstellen. Grösse und Form der sympathischen Nervenzellen sind nicht ganz gleich; die Mehrzahl derselben sind von rundlicher Gestalt, einige erscheinen nach einer Seite, andere nach zwei Seiten halsartig verlängert. Beträchtliche Grössendifferenzen der Ganglienzellen sind leicht zu constatiren, allein schwierig ist zu entscheiden, wie weit mit der verschiedenen Grösse anderweitige constante Unterschiede, die von einigen Beobachtern angenommen sind, zusammenhängen. R. WAGNER nimmt an, dass Uebergangsformen zwischen grossen und kleinen Zellen existiren, die Grösse derselben im Allgemeinen der Dicke der von ihnen entspringenden Fortsätze entspreche. ROBIN statuirt zwei scharf geschiedene Klassen von Zellen, grosse und kleine, ohne jedoch wesentliche Unterschiede zwischen ihnen wirklich zu begründen. Nach KUETTNER finden constante Verschiedenheiten der Grösse und des allgemeinen Habitus zwischen den Zellen der Spinalganglien und denen der sympathischen Ganglien statt. Letztere sind im Durchschnitt weit kleiner, weit blässer und zarter contourirt, zeigen einen schwach gelblich gefärbten, feinkörnigen Inhalt, während die Spinalganglienzellen gröbere gelbliche Fetttropfen um die Kerne enthalten. Nach eigenen Anschauungen scheint mir WAGNER's Angabe die richtigste. Ohne uns weiter auf diese histiologischen Specialitäten einzulassen, wenden wir uns zu der wichtigsten Frage: dem Verhalten der Zellen zu den Nervenfasern. Während früher VALENTIN mit grosser

Bestimmtheit behauptete, dass alle Zellen des Sympathicus als „Belegungskörper“ ohne jeden Zusammenhang mit den Nervenfasern denselben nur anliegen, ist jetzt als zweifellos anzusehen, dass apolare Ganglienzellen auch im Bereich des Sympathicus nicht existiren, sondern alle durch ihre Fortsätze dem Ursprung oder der Insertion von Nervenfasern dienen. Bidder und Volkmann hatten diesen Zusammenhang beider Elemente bereits richtig vermuthet, Koelliker zuerst den Ursprung von Nervenfasern aus Ganglienzellen direct beobachtet, R. Wagner durch ausführliche Forschungen dieses Verhalten als ein ausnahmsloses Gesetz erwiesen, Axmann, Kuettner u. A. bestätigt. Gewichtige Meinungsdifferenzen finden sich aber leider noch über die Zahl der an verschiedenen Orten von diesen Zellen abgehenden Fortsätze und Nervenfasern, und noch tiefer in die Physiologie eingreifende Widersprüche in Bezug auf den Verlauf und die Bestimmung dieser Fasern. Während R. Wagner nach seinen hauptsächlich am Zitterrochen gemachten Untersuchungen alle Zellen, die der sympathischen, wie die der Spinalganglien, als bipolar betrachtet, an zwei diametral entgegengesetzten Enden derselben je eine Nervenfaser von entgegengesetztem Verlauf entspringen lässt, sind andere Beobachter zu anderen Resultaten gelangt. Koelliker betrachtet die Mehrzahl der Zellen in den Spinal- und sympathischen Ganglien als unipolar, mit peripherischer Richtung der entspringenden Fasern, giebt aber das Vorkommen bipolarer Zellen nach eigenen Beobachtungen zu. Während ferner Wagner insbesondere die eine Faser regelmässig nach der Peripherie, die andere nach dem Rückenmark oder Gehirn zu verlaufen lässt, nimmt Koelliker an, dass, wo zwei Fasern aus einer Zelle entspringen, doch beide constant nach der Peripherie zu abgehen. Robin stimmt mit Wagner, Axmann mit Koelliker, indem er bei Thieren aus den verschiedensten Klassen von der bei Weitem grössten Mehrzahl der Zellen nur eine einzige Nervenfaser entspringen, durchaus aber kein Zeichen sah, welches auf das Abreissen eines Antipodenfortsatzes hätte schliessen lassen können. Kuettner kam zu einer von beiden abweichenden Ueberzeugung. Nach ihm sind die Zellen der Spinalganglien sämmtlich bipolar, und zwar gehen von den breiten aus ihnen entspringenden Fasern entweder eine central, die andere peripherisch, oder beide peripherisch, die Zellen der sympathischen Ganglien dagegen sind unipolar, sie entlassen einen langen flaschenhalsartigen Fortsatz. Dieser Fortsatz spaltet sich zwar nach längerem oder kürzerem Verlauf in zwei zu sympathischen Fasern werdende Aeste, allein diese Aeste behalten beide dieselbe Richtung in ihrem weiteren Verlauf, gehen nicht der eine central, der andere peripherisch. Diese schroffen Widersprüche sind traurig für die Physiologie, gleich achtungswerthe Autoritäten vertreten die eine und die andere Ansicht; ein bestimmtes selbstständiges Urtheil ist nur durch die umfassendste, mit grossen Schwierigkeiten verknüpfte Autopsie zu gewinnen, es dürfen aber auch solche Untersuchungen nicht einseitig auf ein Thier beschränkt werden, da verschiedene Thiere vielleicht Verschiedenheiten in den Grundverhältnissen darbieten. Meine eigenen, hauptsächlich an Fröschen und Kaninchen angestellten Beob-

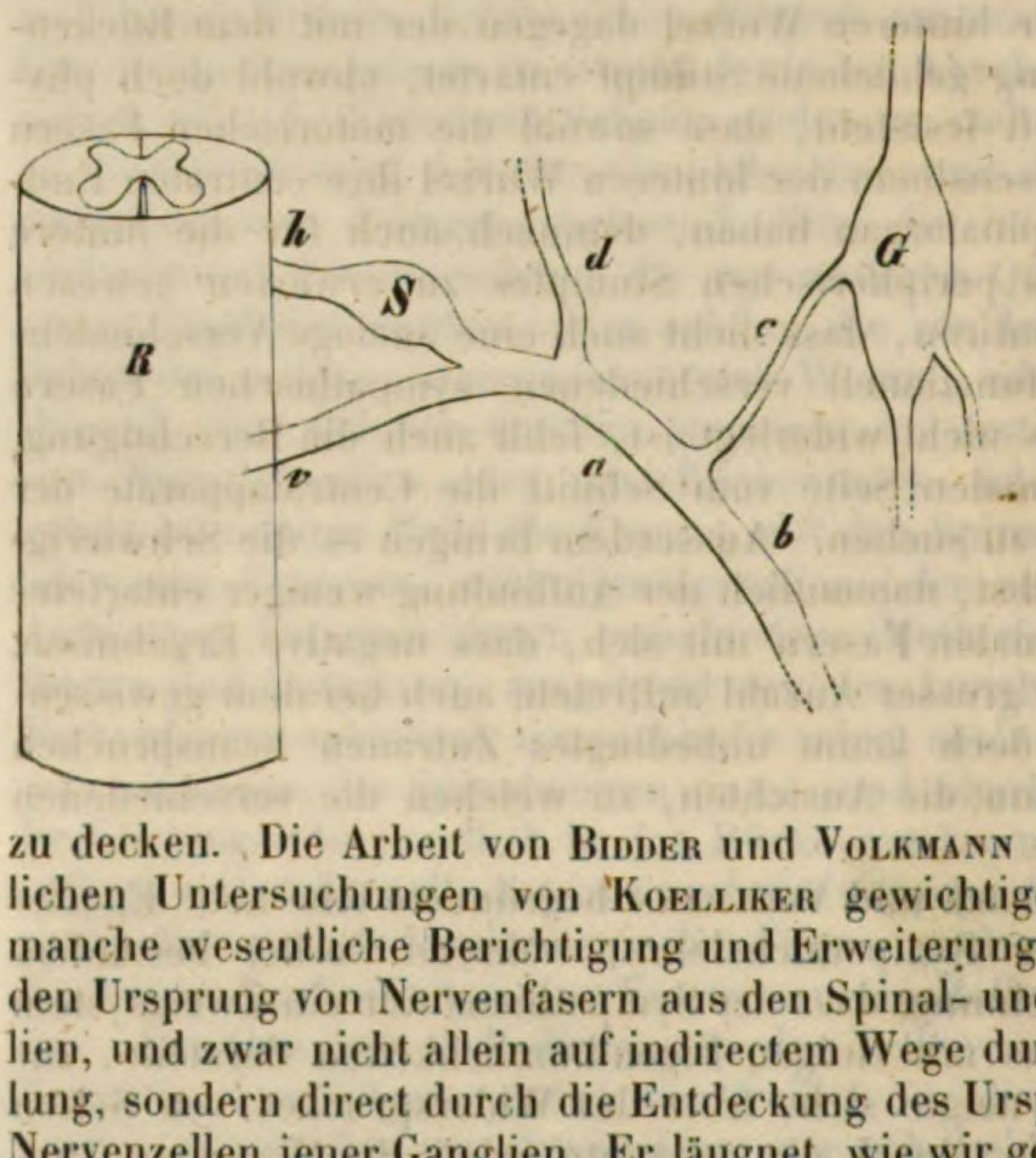
achtungen haben mich noch nicht zu einer festen Ueberzeugung geführt; nur so viel wage ich auszusprechen, dass ich in beiden Ganglienarten bipolare Zellen, aber auch viele solche, die ich entschieden für unipolare halte, gefunden habe, in vielen Fällen die ersteren ihre Fortsätze, besonders deutlich in den Spinalganglien, nach zwei entgegengesetzten Richtungen abgeben sah. Der von Wagner aufgestellte Satz, dass die Ganglienzellen nie weniger, aber auch nie mehr als zwei Fortsätze entlassen, bestätigt sich auch in seinem zweiten Theile, wenigstens bei manchen Thieren nicht. Remak hat bei Fischen, Kuettner bei Säugethieren multipolare Zellen mit 3—12 Fortsätzen gefunden; wie weit diese zahlreichen Fortsätze zu Faserursprüngen, wie weit zu Zellenverbindungen gedient haben, ist nicht ermittelt.

Bei dieser Zweifelhaftigkeit der Elementarstructur ist es kein Wunder, wenn eine gleiche Ungewissheit über den speciellen Verlauf der Erregungsbahnen im sympathischen System schwebt. Insbesondere sind es folgende Fragen, welche schon die grob-anatomischen Verhältnisse des Gangliennervensystems in seinem centralen Abschnitte, von welchem die unten folgende Figur ein Schema giebt, zu stellen nöthigen. Welches ist die Bestimmung der vom sympathischen und der vom Spinalganglion entspringenden Erregungsbahnen? Sind die im *ramus communicans* verlaufenden Fasern solche, die von anderen Quellen her dem Gränzstrang zugeführt werden, oder solche, die von letzterem ausgehen? Ist daher der *ramus communicans* eine Wurzel, oder ein Ast des Sympathicus? Von welchen Quellen stammen im ersteren Falle die Fasern, vom Spinalganglion oder vom Rückenmark, oder von beiden, wohin gehen im zweiten Falle die Fasern, mit den Spinalfasern zur Peripherie, oder zum Centrum, zum Spinalganglion oder zum Rückenmark? Die Antworten hat man durch verschiedene Methoden zu finden gesucht. Bidder und Volkmann, ausgehend von der Annahme, dass alle dünnen Nervenfasern specifisch sympathische seien, suchten dieselben im *ramus communicans*, im Spinalnerven unter- und oberhalb des Eintrittes des Verbindungsastes, endlich in den Rückenmarkswurzeln auf, zählten dieselben, und stellten die Antwort nach der relativen Anzahl der dünnen sympathischen und der breiten spinalen Fasern an den verschiedenen Stellen. Nachdem das Verhalten der Fasern zu den Zellen direct nachgewiesen war, bemühte man sich direct von den Zellen aus die Fasern in ihrem Verlaufe zu verfolgen, wobei nun freilich für die bipolaren Zellen nicht immer unmittelbar zu entscheiden war, ob beide Aeste peripherische, oder welcher von beiden der centrale war. Auf die interessante Entdeckung von Waller und Budge, dass ein durchschnittener Nerv in seinem peripherischen Theile eigenthümlich entartet, während der mit den Centralapparaten in Verbindung gebliebene Theil sein normales Ansehen unter dem Mikroskop behält, gründete Kuettner eine vielversprechende Methode. Er durchschnitt bei Fröschen den abgebildeten Complex von sympathischen und Spinalnerven an verschiedenen Stellen (*ramus communicans*, Stamm, Wurzeln des Spinalnerven), und suchte nun die entarteten dünnen sympathischen Fasern auf, um, je nachdem

sich dieselben diesseits oder jenseits der Schnittfläche fanden, einen Schluss auf den Ort ihres Ursprunges zu machen. AXMANN führte dieselben Durchschneidungen aus, baute aber seine Schlüsse auf die functionellen Störungen, welche den verschiedenen Verletzungen folgten. Keine dieser Methoden bietet absolute Sicherheit gegen Täuschungen und falsche Schlüsse. BIDDER und VOLKMANN's Methode ruht auf nicht ganz richtigem Vordersatz; es sind nicht alle dünnen Fasern sympathische. Die zweite Methode der directen Verfolgung wird durch ihre Schwierigkeiten und die geschilderte Unsicherheit der histiologischen Elementarkenntnisse in Betreff des Sympathicus unsicher. KUETTNER's Methode erscheint *a priori* vorwurfsfrei; doch kommen bei näherer Betrachtung auch gegen sie Bedenken. KUETTNER selbst hat durch eine interessante Beobachtung oder Bestätigung einer WALLER'schen Beobachtung ein solches sich in den Weg geworfen; er fand, dass nach Durchschneidung einer vorderen Rückenmarkswurzel der peripherische Stumpf, nach Durchschneidung einer hinteren Wurzel dagegen der mit dem Rückenmark in Zusammenhang gebliebene Stumpf entartet, obwohl doch physiologisch unzweifelhaft feststeht, dass sowohl die motorischen Fasern der vorderen, als die sensibeln der hinteren Wurzel ihre centralen Endapparate im Cerebrospinalorgan haben, demnach auch für die hintere Wurzel Entartung des peripherischen Stumpfes zu erwarten gewesen wäre. Wer kann garantiren, dass nicht auch eine analoge Verschiedenheit für die sicher functionell verschiedenen sympathischen Fasern existirt? So lange dies nicht widerlegt ist, fehlt auch die Berechtigung, jedesmal auf der normalen Seite vom Schnitt die Centralapparate der sympathischen Fasern zu suchen. Ausserdem bringen es die Schwierigkeiten der Methode selbst, namentlich der Auffindung weniger entarteter unter zahlreichen normalen Fasern mit sich, dass negative Ergebnisse, wenn sie nicht in sehr grosser Anzahl auftreten, auch bei dem gewissenhaftesten Beobachter doch kaum unbedingtes Zutrauen beanspruchen dürfen. Prüfen wir nun die Ansichten, zu welchen die verschiedenen Forscher gelangt sind!

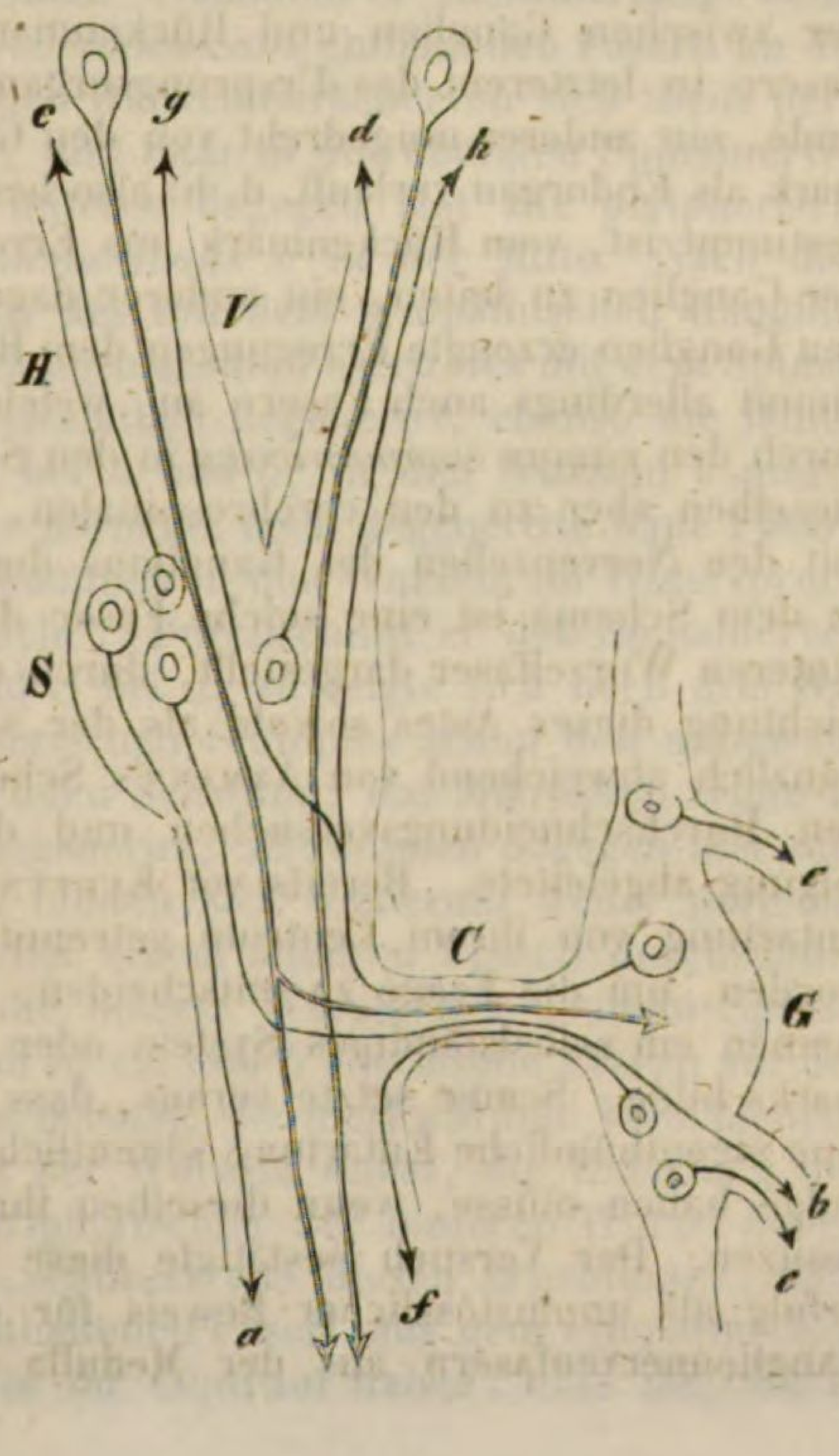
Die Arbeit von BIDDER und VOLKMANN begründete eine neue Epoche in der Geschichte der Sympathicuslehre; während vorher besonders durch VALENTIN die Meinung, dass der Sympathicus nur ein Zweigsystem des Cerebrospinalorgans mit einigen Eigenthümlichkeiten darstelle, zur Geltung gelangt war, neigte sich, trotz des Widerspruches von Seiten VALENTIN's und REMAK's, durch die genannte Arbeit die Waage zu Gunsten der entgegenstehenden Ansicht, dass der Sympathicus ein selbstständiges System sei. Sie stellten vor Allem durch ihre Zählungen fest, dass unmöglich alle Fasern des sympathischen Systems im Rückenmark und Hirn ihren Ursprung haben können, sondern die Ganglien nothwendig als neue Faserquellen zu betrachten sind; dieser Satz ist als völlig unantastbar anzusehen. Während nach VALENTIN die *rami communicantes* (*c*) nur als Wurzeln des Sympathicus, als Uebergangswege der Rückenmarksfasern in die Bahn desselben betrachtet wurden, überzeugten sich BIDDER und VOLKMANN, dass der grösste Theil der im *ramus*

communicans enthaltenen Fasern an der Einsenkungsstelle dieses Astes in den Rückenmarksnerven *ab* sich nach der Peripherie *b* wendet, und nur ein kleiner Theil nach dem Rückenmark zu aufwärts biegt. Nur der zweite Theil der Fasern kann als Wurzel des Sympathicus betrachtet werden. Valentin's Einwand gegen diese Beobachtung, die Behauptung, dass die nach der Peripherie abgehenden Fasern nach kurzem Verlauf umbögen und doch noch central verliefen, hat ebensowenig Bestätigung gefunden, als seine Vermuthung, dass Bidder und Volkmann „Remak'sche Fasern" für Nervenfasern gehalten hätten. Weiter kamen Bidder und Volkmann zu der Ueberzeugung, dass eben jene central verlaufenden Fasern des *ramus communicans* nur zum kleinsten Theile aus dem Rückenmark, zum grössten aus dem der hinteren Wurzel *h* anliegenden Spinalganglion *S* stammen. Sie erschlossen dies aus dem Umstand, dass beim Frosch die vordere Wurzel *v* in ihrem ganzen Verlaufe, die hintere oberhalb des Spinalganglions nur verhältnissmässig wenig



(2%) feiner Fasern enthält. Aehnliche Resultate ergaben ihre Zählungen an Thieren der verschiedensten Klassen und beim Menschen, überall fanden sie die Zahl der feineren („sympathischen") Fasern in den Wurzeln zu gering, um die Zahl der im vereinigten Rückenmarksnerven und im Sympathicus vorhandenen feinen Fasern zu decken. Die Arbeit von Bidder und Volkmann erhielt durch die trefflichen Untersuchungen von Koelliker gewichtige Stützen, aber auch manche wesentliche Berichtigung und Erweiterung. Koelliker bestätigte den Ursprung von Nervenfasern aus den Spinal- und sympathischen Ganglien, und zwar nicht allein auf indirectem Wege durch vergleichende Zählung, sondern direct durch die Entdeckung des Ursprunges selbst aus den Nervenzellen jener Ganglien. Er läugnet, wie wir gesehen haben, die specifische Natur der sympathischen Fasern, und betrachtet daher die Selbstständigkeit des Sympathicus nicht durch die Eigenthümlichkeit seiner Elemente, sondern lediglich durch den Ursprung seiner Fasern bedingt, während er ihm andererseits in Folge der Herkunft eines Theiles seiner Fasern aus den Spinal- und Cerebralganglien, sowie aus Gehirn und Rückenmark selbst mit Recht eine gewisse Abhängigkeit von letzteren zuschreibt. Da wir die Spinalganglien mit zum sympathischen System rechnen, beruht unseres Erachtens die Unselbstständigkeit nur auf den direct aus dem Cerebrospinalorgan bezogenen Fasern. Diese Koelliker'sche Mo-

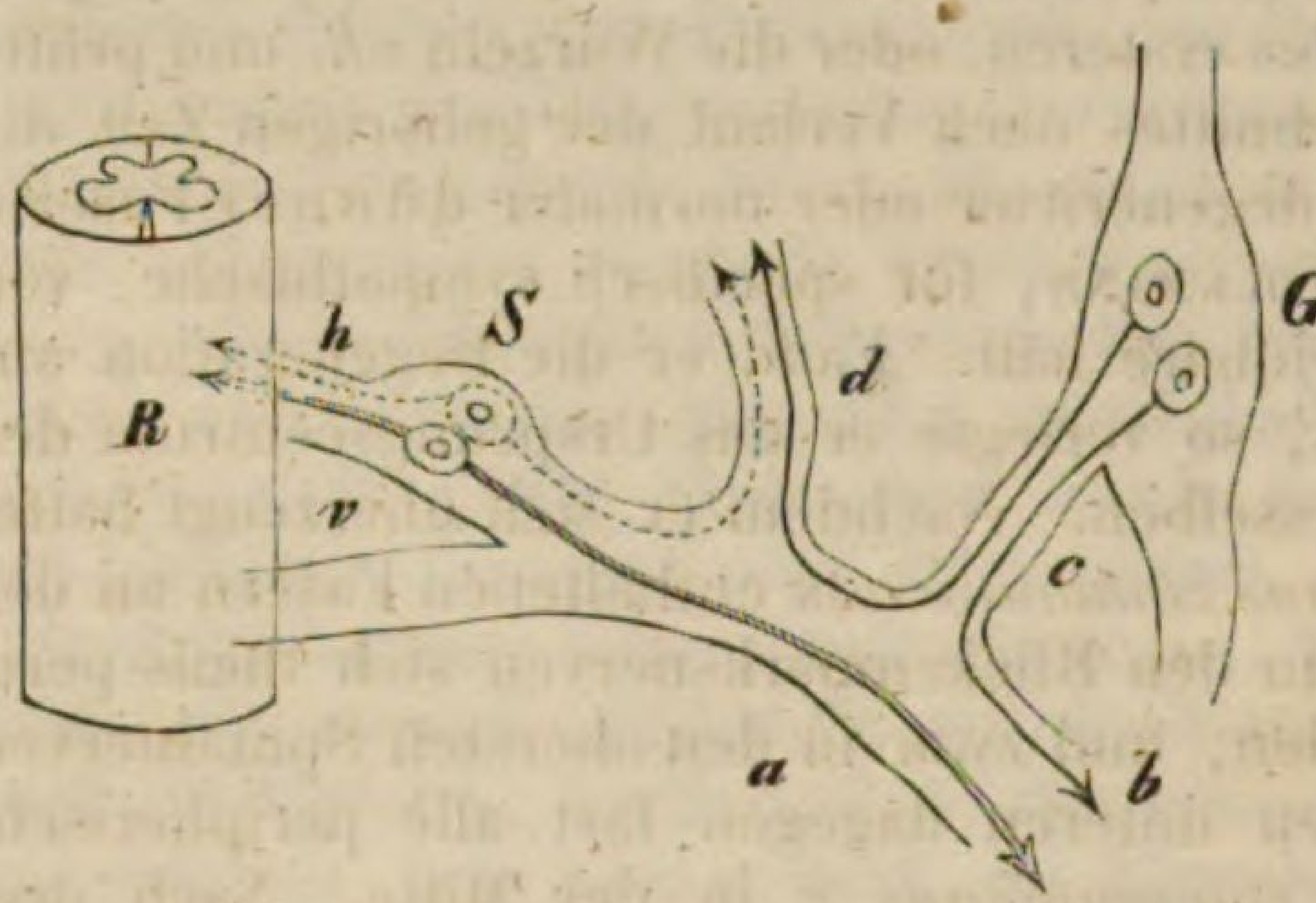
dification der BIDDER-VOLKMANN'schen Anschauung über die Bedeutung des Sympathicus erhielt sich lange Zeit in voller Geltung; selbst VALENTIN konnte nicht umhin, seine Ansicht einigermaassen der KOELLIKER'schen zu accommodiren. Erst in neuerer Zeit ist der Streit über die anatomische Selbstständigkeit oder Unselbstständigkeit des Sympathicus mit schrofferen Gegensätzen wieder ausgebrochen, indem Einzelne die ursprüngliche VALENTIN'sche Ansicht wieder zu restituiren suchten, Andere jede durch Fasercommunication bedingte Abhängigkeit des sympathischen Systems vom Cerebrospinalorgan in Abrede stellten. Wir berücksichtigen hier nur den auf anatomischer Basis geführten Streit, den physiologischen Theil desselben werden wir unten erörtern. AXMANN's zum Theil beträchtlich abweichende Ansicht erhellt am besten aus beifolgender schematischer Zeichnung, in welcher V und H die beiden Rückenmarkswurzeln, S das Spinalganglion, G das sympathische Ganglion, C den *ramus communicans* bezeichnet, die einfach contourirten Linien sympathische Fasern mit ihren Ursprüngen, die doppelt contourirten cerebrospinale Fasern bedeuten, und die Pfeilspitze die Richtung des Verlaufes andeutet. Es entspringen nach AXMANN im Spinalganglion von dessen Zellen Fasern, welche theils nach der Peripherie sich wenden, und entweder mit den Rückenmarksnerven weiter verlaufen (a) oder durch C in die Bahn des Sympathicus übertreten (b), theils nach dem Centrum sich wenden und entweder durch die vordere oder die hintere Wurzel in das Rückenmark übergehen (cd). Von den Nervenzellen des sympathischen Ganglions entspringen Fasern, welche theils in der Bahn des Sympathicus verbleiben, in seine Aeste übergehend (ee), theils in dem *ramus communicans* zum Rückenmarksnerven übergehen, um hier entweder abwärts peripherisch zu laufen (f), oder aufwärts gehend, ohne Communication mit den Zellen des Spinalganglions durch die vordere oder hintere Wurzel in das Rückenmark einzutreten ($g\,h$). Dieses Schema, welches AXMANN seinen physiologischen Fragestellungen bei den später



zu besprechenden Experimenten zu Grunde legt, enthält manche unerwiesene und zweifelhafte Einzelheit. Es zeigt sich auf den ersten Blick, dass Axmann dabei nur einseitige Faserursprünge aus den Nervenzellen der sympathischen, wie der Spinalganglien zu Grunde gelegt hat, obwohl er selbst das Vorkommen bipolarer Zellen mit entgegengesetztem Verlauf der entspringenden Fasern besonders in den Spinalganglien zugiebt. Aus diesem Grunde erscheint besonders seine Beschreibung der mit *c d* und *g h* bezeichneten Fasern, deren Ursprung er in die Ganglien verlegt, während er das Rückenmark gewissermaassen als ihr peripherisches Endorgan ansieht, äusserst bedenklich. Die Anschauung müsste sich ganz anders gestalten, wenn, wie von anderen Seiten so bestimmt behauptet wird, von den zu *cd gh* gehörigen Ganglienzellen auch nach der entgegengesetzten Seite Nervenfasern abgehen. Es müsste dann wohl in Frage kommen, ob die Richtung der Pfeile für alle oder für einen Theil der zum Rückenmark gehenden Fasern umzukehren wäre, so dass das Rückenmark als Ursprungsorgan, die Ganglienzellen als nächstes Endorgan und die von ihnen peripherisch abgehende Faser als mittelbare Fortsetzung zu betrachten wäre. Axmann hat zwar die Ergebnisse seiner physiologischen Experimente mit diesem seinem Schema in Einklang gebracht, allein abgesehen davon, dass einzelne derselben zweifelhaft sind, existiren zahlreiche andere physiologische Thatsachen, welche dafür sprechen, dass ein Theil der zwischen Ganglien und Rückenmark verlaufenden sympathischen Fasern in letzterem das Ursprungsorgan, in den Ganglien das nächste Ende, ein anderer umgedreht von den Ganglien aus nach dem Rückenmark als Endorgan verläuft, d. h. also besser ausgedrückt, dass ein Theil bestimmt ist, vom Rückenmark aus Erregung zu den Centralapparaten der Ganglien zu leiten, ein anderer dagegen in der Peripherie oder in den Ganglien erzeugte Erregungen dem Rückenmark zuzuleiten. Axmann nimmt allerdings auch Fasern an, welche centrifugal vom Rückenmark durch den *ramus communicans* in den Sympathicus übertreten, rechnet dieselben aber zu den cerebrospinalen, indem er sie ohne Verbindung mit den Nervenzellen des Ganglions durch dasselbe durchtreten lässt. In dem Schema ist eine solche Faser durch den Pfeil als Ast einer hinteren Wurzelfaser dargestellt, durch den Pfeil aber eine centrifugale Richtung dieses Astes sowohl als der sensibeln Stammfaser angezeigt. Gänzlich abweichend von Axmann's Schema ist das von Kuettner aus den Durchschneidungsversuchen und der mikroskopischen Faserverfolgung abgeleitete. Bereits vor Kuettner war die Waller-Budge'sche Entartung von ihrem Centrum getrennter Nerven von Schiff benutzt worden, um die Frage zu entscheiden, ob der Sympathicus im Allgemeinen ein selbstständiges System oder ein Zweigsystem des Rückenmarks bilde. Schiff setzte voraus, dass Zerstörung des Rückenmarkes jene eigenthümliche Entartung sämmtlicher Fasern des Sympathicus zur Folge haben müsse, wenn dieselben ihr Centralorgan im Rückenmark besitzen. Der Versuch bestätigte diese Voraussetzung; ob aber dieser Erfolg als unumstösslicher Beweis für den Ursprung der gesammten Ganglienneryenfasern aus der Medulla zu betrachten ist, dünkt uns

äusserst fraglich, um so mehr, da von anderen Beobachtern nach Durchschneidung beider Rückenmarksnervenwurzeln die fragliche Degeneration der Sympathicusfasern nicht gefunden worden ist. KUETTNER ist zu dem entgegengesetzten Extrem geführt worden; er läugnet jede Communication aus dem sympathischen Ganglion entsprungener Fasern mit dem Rückenmark, überhaupt jede Zufuhr von Nervenfasern zum Sympathicus in der Bahn des *ramus communicans*, während er für die Nervenzellen der Spinalganglien zwar eine Communication mit dem Rückenmark zugiebt, aber die aus diesen entspringenden „breiten" Fasern nicht zum Sympathicus rechnet, und die peripherisch von ihnen abgehenden in der Bahn der Spinalnerven verbleiben, nicht in das System des Gränzstranges übertreten lässt. Diese Ansicht gründet er auf folgende Versuche. Er durchschnitt bei Fröschen entweder den *ramus communicans c* (s. die Figur pag. 1034), oder den Rückenmarksnerven diesseits (*a*) oder jenseits (*b*) der Insertionsstelle des ersteren, oder die Wurzeln *vh*, und prüfte diesseits und jenseits des Schnittes nach Verlauf der gehörigen Zeit die Nerven auf die Anwesenheit degenerirter oder normaler dünner Fasern, welche er, wie BIDDER und VOLKMANN, für specifisch sympathische, von Spinalfasern leicht unterscheidbare hält. Fand er die Degeneration auf der einen Seite des Schnittes, so verlegte er das Ursprungscentrum der entarteten Fasern jenseits desselben. Nachdem er sich überzeugt hatte, dass beim Frosch die im *ramus communicans* enthaltenen Fasern an der Einsenkungsstelle desselben in den Rückenmarksnerven sich theils peripherisch, theils central wenden, und zwar in den obersten Spinalnerven grösstentheils central, in den unteren dagegen fast alle peripherisch, durchschnitt er den *ramus communicans c* in der Mitte. Nach drei Monaten zeigten sich die Fasern des mit dem sympathischen Ganglion verbundenen Stumpfes sämmtlich normal, die Fasern des mit dem Spinalnerven verbundenen Stumpfes sämmtlich degenerirt, ebenso die feinen Fasern des Spinalnerven selbst bei *a* und *b;* in den Wurzeln *v* und *h* dagegen konnte KUETTNER weder normale, noch degenerirte feine Fasern auffinden; er läugnet deren Vorkommen in den Wurzeln im Widerspruch mit BIDDER und VOLKMANN gänzlich.[2] Durchschnitt er den Spinalnerven zwischen dem Eintritt von *c* und *S* bei *d*, so zeigte sich nach drei Monaten die Entartung des peripherischen Stumpfes schon den unbewaffneten Augen durch den auffallenden Schwund; das Mikroskop zeigte in demselben alle breiten Fasern degenerirt, alle dünnen dagegen hier und in *c* völlig normal, in *v* und *h* fanden sich wiederum weder normale, noch entartete dünne Fasern. Bei einem anderen Frosch durchschnitt KUETTNER rechts beide, links die hintere Wurzel des neunten Spinalnerven. Die Untersuchung ergab in *c a* und *b* alle dünne Fasern auf der rechten wie auf der linken Seite normal; die merkwürdige Verschiedenheit des Verhaltens der Stümpfe der Wurzeln selbst, die Entartung des centralen der vorderen, des peripherischen der hinteren Wurzel haben wir schon erwähnt. KUETTNER schliesst aus diesen Ergebnissen, dass alle im *ramus communicans* enthaltenen Fasern aus dem sympathischen Ganglion entspringen, in diesem ihr Centrum haben; dass diejenigen,

welche nach dem Eintritt in den Spinalnerven sich central wenden, weder zu den Zellen des Spinalganglions, noch zum Rückenmark, sondern, in den Dorsalast des Spinalnerven *d* übergehend, peripherisch verlaufen. Die von den bipolaren Nervenzellen der Spinalganglien entsprungenen centripetalen Fasern lässt er zum Rückenmark, die peripherischen im Spinalnerven weiter gehen; da er jedoch in dem Dorsalast *d* bei den unteren Spinalnerven eine weit grössere Menge dünner Fasern fand, als von dem *ramus communicans*, dessen Fasern sich hier meist peripherisch wenden, herrühren konnten, so verlegt er den Ursprung des überschüssigen Theiles dieser dünnen Fasern in das Spinalganglion, im Widerspruch mit sich selbst, da er dessen Zellen nur als Quelle breiter Fasern ausgiebt. Kuettner vindicirt demnach dem sympathischen Fasersystem die vollständigste anatomische Selbstständigkeit, in noch strengerem Sinne, als Bidder und Volkmann, welche wenigstens einige ihrer sympathischen Fasern in den Nervenwurzeln zum Rückenmark laufend annehmen. Es fragt sich, ob wir den beschriebenen Versuchen und ihren Resultaten unbedingte Beweiskraft zuerkennen dürfen; aus folgenden Gründen möchten wir dies verneinen.



Abgesehen von der schon erwähnten, von Kuettner selbst wiederholt betonten Schwierigkeit, entartete Fasern unter einer grossen Summe normaler herauszufinden, und der dadurch bedingten Unsicherheit negativer Resultate, abgesehen von der Unzulässigkeit der Annahme, dass alle dünnen Fasern specifisch sympathische sind, beweist die von Kuettner selbst beobachtete Entartung der mit dem Rückenmark zusammenhängenden hinteren Wurzelfaserenden, dass auch die mit ihren Centralapparaten in unversehrter Verbindung gebliebenen Faserabschnitte degeneriren können. Wenn daher nach Durchschneidung von *c* in *a* alle dünnen Fasern entartet gefunden werden, so bleibt auch hier die Möglichkeit, dass sie trotzdem im Rückenmark oder Spinalganglion mit Nervenzellen in Verbindung stehen; wenn trotz der Durchschneidung von *a* alle Fasern in *c* normal bleiben, und wirklich keine entartete von Kuettner übersehen ist, so könnten wir den Grund davon (mit Anwendung von Kuettner's eigener Erklärung für die hinteren Wurzeln) darin suchen, dass die betreffenden Fasern im sympathischen Ganglion ihr Ernährungscentrum haben, eine Erklärung, welche hier viel näher liegt, als bei den hinteren Wurzeln. Da der grösste Theil der hinteren Wurzelfasern durch das Ganglion nur durchtritt, ohne sich mit seinen Zellen zu verbinden, kann von diesen Zellen aus auch kein derartiger Ernährungseinfluss auf sie ausgeübt

werden, wie von den Ursprungszellen der motorischen vorderen Wurzelfasern auf diese. Die Anwendbarkeit der WALLER'schen Methode und die Unzweideutigkeit ihrer Resultate zur Entscheidung der Frage, ob der Sympathicus mit dem Rückenmark in anatomischer Verbindung durch Fasern steht, ist hauptsächlich darum zweifelhaft, weil sehr wahrscheinlich ist, dass diese Fasern nicht, wie die Spinalfasern, nur an einem Ende einen Centralapparat haben, sondern an beiden, dass sie die Anastomosenfasern zwischen Nervenzellen der sympathischen Ganglien und des Rückenmarks sind, mögen sie nun von ersteren zu letzterem, oder umgekehrt zu leiten bestimmt sein. Ist dies der Fall, so fragt sich, ob überhaupt jene Degeneration nach der Durchschneidung in einem der Enden eintritt, und wenn sie in einem eintritt, ob dieses als das centrale angesehen werden darf.

So steht jetzt die Frage nach den anatomischen Verhältnissen des Sympathicus, insbesondere seinem Ursprunge. Angesichts der physiologischen Thatsachen, welche unabweisbar eine Communication des sympathischen Systems mit dem cerebrospinalen postuliren, erscheint die KOELLIKER'sche Ansicht als die wahrscheinlichste, bestbegründete. Die *rami communicantes* sind zwar theilweise als Aeste des Sympathicus (im engeren Sinne) zu betrachten, durch welche er von seinen Ganglien aus Fasern mit den Spinalnerven peripherisch abgiebt, zum Theil aber auch als Wurzeln, durch welche er von den Zellen der Spinalganglien und sicher auch vom Rückenmark, von dessen vorderen und hinteren Wurzeln Fasern zugeführt erhält.

Im Vorhergehenden ist der einfacheren Verhältnisse wegen immer nur der an die Rückenmarksnerven sich anlehnende Theil des Gangliennervensystems berücksichtigt worden; *mutatis mutandis* gilt das Gesagte auch für den an die Hirnnerven sich anlehnenden, mit denselben durch Communicationsäste verbundenen Kopftheil des Gränzstranges und die den Spinalganglien analogen Ganglien der Hirnnerven. Namen und Weg der Verbindungsäste lehrt die Anatomie, die uns interessirenden Fragen nach Ende und Ursprung der Fasern sind hier ebensowenig noch spruchreif.

Die peripherischen Schicksale der vom Gränzstrang aus mit den Spinalnerven oder durch selbstständige Aeste verbreiteten Fasern sind ebenfalls in den wichtigsten Punkten noch dunkel; ihre Endigungsweise in den organischen Muskeln, die sie zur Contraction bringen, in den Schleimhäuten u. s. w., deren Empfindlichkeit sie vermitteln, in den Drüsen, auf deren Secretionsthätigkeit sie einwirken, ist zur Zeit unbekannt.[5] Besonders verwickelt werden die Verhältnisse durch die Eigenthümlichkeit, dass in den peripherischen Verlauf der feineren und feinsten Aeste des Sympathicus abermals äusserst zahlreiche Anhäufungen von Nervenzellen, in Form grösserer oder selbst mikroskopisch kleiner Ganglien eingeflochten sind, über deren Bedeutung und specielle Beziehungen zu den Fasern noch ebensolche Zweifel und Widersprüche herrschen, als über die Ganglien des Gränzstranges und die Spinal-

ganglien. Man streitet über die Zahl der Fortsätze dieser Zellen und über den Verlauf der mit ihnen verbundenen Nervenfasern. Sind die Zellen unipolar und geben neuen zur Peripherie abgehenden Fasern den Ursprung, oder sind sie bipolar, in den Verlauf der vom Gränztrang kommenden Fasern eingeschoben, oder bipolar, aber mit peripherischer Richtung beider Aeste, vielleicht als Reflexorgane fungirend? Definitive Antworten können erst in Zukunft erwartet werden.

[1] Die wichtigste Literatur über die anatomischen Verhältnisse des Sympathicus ist folgende: BIDDER und VOLKMANN, *die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems durch anatomische Untersuchungen nachgewiesen*, Leipzig 1842; KOELLIKER, *die Selbständigkeit und Abhängigkeit des sympath. Nervensyst. durch anatom. Beob. bewiesen*, Zürich 1844, u. *mikroskop. Anatomie u. Gewebelehre;* BIDDER, Art.: *Nervenphys.* in WAGNER's *Hdwrtrbch.* Bd. II. pag. 492; *über Nervenfasern u. deren Messung*, MUELLER's *Arch.* 1844, pag. 9; *zur Lehre von dem Verhältn. der Ganglienkörper zu den Nervenfasern*, Leipzig 1847; VALENTIN, *Repertorium* 1843, pag. 96; REMAK, *observat. anatom. et microscop. de syst. nerv. struct.*, *Berol.* 1838; *über multipolare Ganglienzellen*, *Monatsber. d. Berl. Akad.* 1854, Januar; (vergl. ferner REMAK's früher citirte Arbeiten: *über „gangliöse Nervenfasern"*); R. WAGNER, *Sympath. Nerv. Ganglienstructur und Nervenendigung* im *Hdwrtrb.* Bd. III. 1, pag. 360; *Neurol. Unters.* pag. 6 u. ff.; ROBIN, *Institut.* 1847, No. 687 u. 699; HANNOVER, *recherch. micr. sur le syst. nerv. Copenhagen* 1844; AXMANN, *de gangliorum system. structura penitiori ejusque funct. Diss. inaug. Berolini* 1847, und *Beiträge zur mikroskop. Anat. u. Phys. des Gangliennervensyst.*, Berlin 1853; KUETTNER, *de origine nervi sympath. ranarum, Diss. inaug. Dorpati* 1854. — [2] In einem Falle erhielt KUETTNER nach Durchschneidung des *ramus communicans* insofern ein abweichendes Resultat, als sich oberhalb und unterhalb der Eintrittsstelle desselben im Spinalnerven auch entartete breite Fasern fanden. Er glaubt diesen Befund aus einer zufälligen Verletzung des Spinalnerven selbst bei der Operation erklären zu müssen, weil er das Vorkommen breiter Fasern im Verbindungsast gänzlich in Abrede stellt. Dies ist indessen ebensowenig richtig, als die Negation dünner Fasern in den Nervenwurzeln; in der vorderen wie in der hinteren Spinalwurzel finden sich entschieden unter vorwiegend breiten Fasern mitteldicke, aber auch solche, die keinen grösseren Querschnitt als die Fasern des *ramus communicans* haben. Die strenge Scheidung zwischen dünnen und breiten Fasern ist nun einmal eine künstliche und nicht durchführbare. — [3] Die einzige direct beobachtete Endigungsart von sympathischen Fasern ist die in den sogenannten PACINI'schen Körperchen, welche sich z. B. bei der Katze in grosser Anzahl im Mesenterium finden. Beschrieben sind dieselben bereits pag. 586 an den Hautnerven; sie sind insofern von Interesse für uns, als sie ein eclatantes Beispiel freier Nervenendigung an der Peripherie darbieten. Ob sich auch hier noch besondere Endapparate an den Nervenausläufern selbst einmal nachweisen lassen, muss dahingestellt bleiben.

§. 262.

Verrichtungen des Gangliennervensystems. Die Functionslehre des Sympathicus zerfällt in eine allgemeine und eine specielle; jene hat die Leistungen, zu welchen derselbe im Allgemeinen befähigt ist, zu beleuchten, diese die Beziehungen bestimmter Aeste und Provinzen zu einzelnen Organen und Processen zu beschreiben. Beide Theile sind noch so unendlich weit von einer exacten Vollendung entfernt, dass es schwierig ist, aus dem Chaos vereinzelter meist unverständlicher Thatsachen, unzähliger oft schroff sich gegenüberstehender Hypothesen einige feststehende präcise Sätze abzuleiten. Besonders erschwert wird die Ausbildung einer exacten Functionslehre des Sympathicus durch die überall entgegentretende Schwierigkeit, selbstständige Leistungen der

Ganglienerven und solche, welche auf mittelbarer Beihülfe des Cerebrospinalorganes beruhen, streng auseinander zu halten.

Schon bei der ersten Frage: besitzt das sympathische Nervensystem die Fähigkeit, Empfindungen zu vermitteln? stossen wir auf Zweifel und Unsicherheit.[1] Es unterliegt keinem Zweifel, dass die von sympathischen Fasern versorgten Theile empfindlich sind, allein noch ist nicht entschieden, ob diese Fasern in den Ganglien endigen, in diesen ihre Empfindungsapparate haben, oder ob sie sich direct oder indirect zum Rückenmark und Gehirn fortsetzen und dort erst auf Empfindungsapparate wirken. In älterer Zeit hat man über die Thatsache gestritten, ob von den Aesten oder Ganglien des sympathischen Systems aus Schmerz erregt werden könne; man hielt sich hauptsächlich an die Ergebnisse der directen Reizung dieser Theile, auf welche einige Beobachter Schmerzenszeichen vermissten, andere solche wahrnahmen. Durch die Beobachtungen von Flourens, Brachet, J. Mueller, Longet u. s. w. ist die Hervorrufung von Schmerzen durch Reizung der Ganglien, oder der *rami communicantes*, oder der peripherischen Aeste des Sympathicus unzweifelhaft constatirt. Allein es bedurfte kaum dieser Versuche, da die intensiven Schmerzen, welche die Krankheiten gewisser vom Sympathicus versorgten Eingeweide mit sich bringen, unzweideutig beweisen, dass Erregung sympathischer Fasern Empfindungen vermittelt; wir erinnern nur an die häufigen Kolikschmerzen des Darmes. Die durch den Sympathicus direct oder indirect erzeugten Empfindungen unterscheiden sich aber in mehrfacher Beziehung wesentlich von den durch cerebrospinale Fasern hervorgerufenen. Erstens fehlen in der Sphäre des Sympathicus vollständig alle Sinnesempfindungen; weder Tastempfindungen können von den Oberflächen, in denen er sich ausbreitet, zu Stande kommen, noch zeigt sich eine Andeutung jener zu den Sinnesempfindungen gezählten Muskelgefühle in den organischen Muskeln, welche er mit Fasern versorgt. Die Darmschleimhaut nimmt die Berührung der Ingesta, erhöhte oder erniedrigte Temperatur nicht wahr, die intensivsten peristaltischen Bewegungen des Darmes bleiben unempfunden, geschweige dass wir aus etwaigen Empfindungen Vorstellungen von Richtung und Grösse der Bewegungen erhielten. Gemeingefühl, Schmerz ist die einzige Empfindungsqualität, welche durch die Bahn des Sympathicus zum Bewusstsein gebracht wird. Zweitens verhält sich aber auch dieses Gemeingefühl nicht ganz dem von der Haut aus erzeugten gleich. Es scheint zu seiner Entstehung intensiverer Reize zu bedürfen, aber auch zwischen Intensität des Reizes und Schmerzes nicht jene Proportionalität zu herrschen, wie bei den Hautnerven. Oft entstehen die heftigsten Schmerzen in Eingeweiden, ohne dass irgend eine Ursache nachweisbar ist, während andererseits oft beträchtliche Zerstörungen in denselben schmerzlos vor sich gehen; die Eingeweide werden durch Geschwülste oder den schwangeren Uterus oder Ascites oft in enormem Grade comprimirt, ohne dass schmerzhafte Empfindungen sich zeigen. Vom teleologischen Standpunkte aus lässt sich mit Volkmann die ausserordentlich niedrigstehende Sensibilität des Sympathicus leicht erklären;

eine fortwährende Mittheilung der Zustände unserer vegetativen Organe an die Seele durch Empfindungen und zwar Sinnesempfindungen wäre eine zwecklose „Ueberladung des Sensoriums". Freilich könnte man von diesem Standpunkte aus auch an der Zweckmässigkeit der heftigen Schmerzen, der einzigen sensibeln Leistung des Sympathicus, zweifeln.

Es fragt sich nun: wie und wo kommen diese Empfindungen zu Stande? Für diejenigen, welche von vornherein dem Sensorium seinen unbedingt ausschliesslichen Sitz im Gehirn anweisen, kann es nur eine Antwort geben: die Empfindungen entstehen durch Fortleitung der an der Peripherie des Sympathicus erzeugten Eindrücke zum Gehirn. Die Gründe, auf welche jene Prämisse sich stützt, sind indessen für die Physiologie nicht ausreichend, um gänzlich von der Frage, ob nicht auch die von den Ganglien gebildeten Häufchen grauer Substanz fähig sind, Empfindungen zu vermitteln, abzustehen. Während wir nach Entfernung des Gehirns Erscheinungen beobachteten, welche als Zeichen eines im Rückenmark noch persistirenden Sensoriums sich deuten lassen, und als solche noch nicht widerlegt sind, existirt keine einzige Erscheinung, aus welcher sich ein den Ganglien inwohnendes, von Hirn und Rückenmark unabhängiges Empfindungsvermögen erschliessen liesse. Frösche, welche die Entfernung von Hirn und Rückenmark (bei Erhaltung der *medulla oblongata*) längere Zeit überleben, gaben kein Zeichen vorhandener Sensibilität, wobei freilich zu bedenken ist, dass ihnen auch alle Mittel genommen sind, eine etwa vorhandene Empfindung durch unzweideutige Reactionen zur objectiven Wahrnehmung zu bringen. Volkmann führt gegen ein den eigentlichen Gangliennerven eigenthümliches Empfindungsvermögen einen Experimentalbeweis auf: Durchschneidet man die Spinalnerven einer Extremität oberhalb der Einsenkung des *ramus communicans*, so dass dessen mit den Spinalfasern zur Peripherie gehende Fasern unversehrt bleiben, so geht trotzdem die Sensibilität der Extremität vollständig verloren; auch hierbei ist freilich zu bedenken, dass dieser Beweis nur eben für die den Rückenmarksnerven beigemischten Fasern des Sympathicus Geltung hat, nicht aber für die vom Gränzstrang direct zu den Eingeweiden gehenden. Ein weit besserer Experimentalbeweis wäre der, wenn nach Durchschneidung der *rami communicantes* der Verlust aller Sensibilität in den vom Sympathicus versorgten Theilen unzweifelhaft dargethan wäre. Dieser Beweis ist aber wegen der Mangelhaftigkeit der Prüfungsmittel für Verlust oder Fortbestehen der Empfindung in jenen Theilen bei Thieren schwerlich zu liefern. Volkmann und die Mehrzahl der Physiologen berücksichtigen die Möglichkeit, dass in den Ganglien endigende sympathische Fasern in denselben eine Empfindung erzeugen könnten, wie die Fasern des Trigeminus in der grauen Hirnsubstanz, gar nicht, und stellen daher die Frage nur so: sind es cerebrospinale, dem Sympathicus beigemengte Fasern, welche die Empfindungen in seiner Sphäre erzeugen, oder kommen letztere dadurch zu Stande, dass sympathische Fasern ihre Erregung an cerebrospinale abgeben? Die Antwort hierauf ist verschieden, je nach der anatomischen Anschauung über das Verhältniss beider

Systeme, ausgefallen. Die Antwort ist einfach für diejenigen, welche einen directen Faserverkehr zwischen dem Ganglienervensystem und dem Cerebrospinalorgan annehmen, welche Fasern der vorderen und hinteren Spinalwurzeln durch den *ramus communicans* in die Bahn des Sympathicus übertreten lassen; schwer für diejenigen, welche, wie Kuettner, eine solche Communication unbedingt in Abrede stellen. Erstere betrachten eben solche Communicationsfasern als die centripetalen Leiter, welche centripetale, in den Ganglien ankommende Erregungen sympathischer Fasern zu den Organen des Sensoriums weiter leiten; die Erklärung bleibt im Grunde dieselbe, möge man die betreffenden sympathischen und die Communicationsfasern als Continua betrachten, oder ihren Zusammenhang durch Vermittlung von bipolaren Nervenzellen der Ganglien hergestellt annehmen, was unseres Erachtens die wahrscheinlichere Anschauung ist. Letzteren bleibt nur eine einzige Möglichkeit, den Uebergang der centripetalen Erregungen sympathischer Fasern auf cerebrospinale durch die sogenannte Querleitung geschehen zu lassen, ein Erklärungsmittel, welches hier nicht um ein Haar besser und aus denselben Gründen unbedingt zu verwerfen ist, wie bei der Theorie der Reflexerscheinungen. Es ist meines Erachtens eine physiologisch besser berechtigte Schlussfolgerung, wenn wir die Nichtexistenz der Querleitung als feststehende Prämisse nehmen, und daraus den directen Faserzusammenhang der Ganglien und des Cerebrospinalorgans (dieses als ausschliessliches Empfindungsorgan vorausgesetzt) erschliessen, als wenn man umgekehrt den Nichtzusammenhang der Ganglien mit dem Cerebrospinalorgan als zweifellose Thatsache betrachtet, und die trotzdem auf Erregung sympathischer Fasern eintretenden Empfindungen zu einem neuen Beweis für die Existenz der Querleitung stempeln will. Volkmann hält gewissermaassen die Mitte zwischen beiden Erklärungen. Er hält die aus den Ganglien entspringenden Fasern für unfähig zur Vermittlung von Empfindungen, und lässt letztere, so weit sie im gesunden Leben in der Sphäre des Ganglienervensystems sich zeigen, durch die demselben beigemengten cerebrospinalen Fasern erzeugt werden. Für die ausgebreiteten und heftigen Schmerzen aber, welche in Krankheiten auftreten, hält er die wenigen beigemischten cerebrospinalen Fasern für nicht genügend, und meint daher, dass in Krankheiten die sympathischen Fasern insofern selbst sensibel werden, als sie die Fähigkeit erlangen, ihre Erregung durch Querleitung auf cerebrospinale zu übertragen. Er stützt sich hierbei auf die Beobachtung Brachet's, dass vom Sympathicus versorgte Theile erst dann Sensibilität zeigen sollen, wenn in Folge wiederholter Reizung entzündliche Röthe in denselben entstanden ist. Im gesunden Zustande glaubt er die Querleitung in diesem Sinne darum nicht annehmen zu dürfen, weil in diesem Zustande vom Sympathicus aus keine oder nur spärliche Reflexbewegungen in den vom Rückenmark und Hirn aus innervirten willkührlichen Muskeln hervorgebracht werden. Zu dieser Annahme zweier wesentlich verschiedener Leitungswege für die sensibeln Eindrücke im gesunden und im kranken Zustande fehlt jeder stichhaltige Grund. Weder die Intensität noch die Ausdehnung

der Schmerzen kranker Eingeweide kann als solcher gelten, erstere nicht, weil wir keine Gränze der Gemeingefühlsintensität, welche durch eine oder wenige Fasern erreicht, aber nicht überschritten werden könnte, kennen, letztere nicht, weil die Ausbreitung des Schmerzgefühls im Bereiche von Organen, denen ein genauer Ortssinn abgeht, kein Kriterium für die Zahl der erregten Fasern abgeben kann, ausserdem aber auch eine grössere Ausbreitung der Empfindung von der Irradiation der ursprünglich durch eine Faser zugeleiteten Erregung in den Centralorganen herrühren kann.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dem Sympathicus ein selbstständiges Empfindungsvermögen abzusprechen; er vermittelt Empfindungen durch seinen anatomischen Zusammenhang mit den Empfindungsheerden des Cerebrospinalorganes.

Wir wenden uns zu den motorischen Verrichtungen[2] des Ganglienervensystems. Dass die Ganglien in ihren Nervenzellen selbstständige motorische Erregungsapparate besitzen, durch welche sie auch ohne Beihülfe von Hirn und Rückenmark Contractionen organischer Muskeln erzeugen können, steht ebenso ausser allem Zweifel, als dass andererseits auch vom Hirn und Rückenmark aus motorische Erregungen in der Bahn des Sympathicus hervorgerufen werden können. Das selbstständige motorische Vermögen des Sympathicus wird durch das Herz zur Evidenz erwiesen; das ausgeschnittene Herz schlägt in normalem Typus und Rhythmus fort, vermöge der in seine Substanz eingebetteten, selbstständigen motorischen Centralapparate, welche wir bereits früher kennen gelernt haben. Es giebt aber auch noch andere Beweise. Die Muskelhäute der Eingeweide, des Darmes, der Ureteren, der Tuben, des Uterus zeigen nach Zerstörung von Hirn und Rückenmark Bewegungen derselben Art, wie bei Anwesenheit des Cerebrospinalorganes. Mögen diese Bewegungen automatische oder reflectorische sein, ihr Zustandekommen können wir jetzt ohne die Existenz nervöser Centralorgane, welche entweder automatisch den Anstoss zur Bewegung entwickeln, oder reflectorisch die Erregung übertragen, und die Thätigkeit der einzelnen Bewegungsfasern so coordiniren, dass die eigenthümliche zeitliche und räumliche Anordnung der Einzelcontractionen, wie sie in den peristaltischen Bewegungen sich darstellt, daraus resultirt, füglich nicht mehr denken. Die partielle motorische Unselbstständigkeit des Sympathicus wird durch die oft erwähnte Erregbarkeit der Irisnerven, der Nerven des Magens und Darmes von bestimmten Stellen des Rückenmarks aus dargethan; sie wird ferner z. B. erwiesen durch Pflueger's Entdeckung, dass die durch Reizung des Sympathicus erregte Contraction der Gefässmuskeln auch durch Erregung der vorderen Spinalwurzeln erzielt werden kann; wobei freilich die Frage noch offen ist, ob dieser Einfluss ein directer oder indirecter ist, ob vordere Wurzelfasern continuirlich in der Bahn des Sympathicus zu den Gefässen gehen, oder ob sie nur zu den Ursprungszellen der vasomotorischen Sympathicusfäden in den Ganglien gehen.

So viel über das motorische Vermögen des Sympathicus experimen-

tirt und discutirt worden ist, so viel wichtige Punkte sind doch bei genauerer Analyse noch völlig unklar. Zunächst ist die Natur und Entstehungsweise des motorischen Principes streitig. Als ausgemacht darf ausgesprochen werden, dass keine sympathische Faser, weder die direct von den Ganglien peripherisch laufenden, noch die von diesen aus in die Bahn der Spinalnerven übertretenden, noch die aus dem Hirn und Rückenmark selbst herstammenden, durch den Willen erregt wird. Die Theile, welche lediglich von sympathischen Aesten versorgt werden, sind nicht willkührlich beweglich; die sympathischen Fasern, welche mit den Spinalnerven zu den animalischen Muskeln gehen, sind gar keine motorischen; die Muskeln werden vollkommen gelähmt, wenn man die betreffenden Spinalnerven oberhalb des Zutrittes des *ramus communicans* durchschneidet, Reizung der *rami communicantes* selbst erregt keine Spur von Contraction in animalischen Muskeln. Es können daher die sympathischen Fasern in denselben nicht einmal unwillkührliche Contractionen vermitteln, wie VOLKMANN dargethan. Das Unvermögen des Willens, auf sympathische Fasern erregend zu wirken, wird von der Mehrzahl der Physiologen schon durch den Umstand als völlig erwiesen betrachtet, dass die vom Sympathicus abhängigen Bewegungen auch nach Zerstörung von Hirn und Rückenmark in unveränderter Weise von Statten gehen. Es bleiben demnach nur zwei Entstehungsarten dieser Bewegungen übrig: entweder sind es automatische, oder reflectorische, d. h. entweder entwickelt sich selbstständig, ohne nachweisbare Zuleitung eines erregenden Einflusses auf Nervenbahnen, in den Ursprungszellen der sympathischen Bewegungsfasern ein Vorgang, welcher auf die abgehenden Fasern erregend wirkt, oder diese Erregung ist das Resultat der Uebertragung einer von der Peripherie kommenden Erregung auf die motorischen Fasern durch die Ganglienzellen. Sicher ist, dass reflectorische Bewegungsphänomene in der Sphäre des Sympathicus in ausgedehntem Maasse vorkommen, für eine grosse Anzahl anderer Bewegungen dagegen lässt sich eine primäre centripetale Erregungsleitung nicht nachweisen, wenn auch nicht bestimmt widerlegen. Erklärt man diese für automatische, so muss man sich wenigstens bewusst werden, dass mit dem Begriff der Automatie durchaus keine nähere Erklärung der Entstehung der Erregung verbunden ist, wie wir schon bei den automatischen Erregungen cerebrospinaler Fasern sahen. Das Herz ist auch hier wiederum das beste Beispiel für beide Klassen von Bewegungen. Die Contraction des ausgeschnittenen Herzens müssen wir für eine automatische, durch einen innerhalb seiner Ganglienzellen erzeugten Erregungsvorgang bedingte halten; die allgemeine rhythmische Contraction, welche ein so beschränkter Reiz, wie ein Nadelstich, auslöst, ist zweifelsohne eine reflectorische. Der Darm ist wahrscheinlich automatischer, aber sicher reflectorischer Bewegungen fähig. Es ist schwer zu erweisen, dass die im Leben vorkommenden, oder die an frisch getödteten Thieren bei Eröffnung der Bauchhöhle eintretenden peristaltischen Darmbewegungen automatisch entstehen, schwer mit Bestimmtheit das Vorhandensein reflectorischer Ursachen oder directer, die

motorischen Fasern am Ursprung oder im Verlauf treffender Reize zu widerlegen; leicht dagegen die Existenz von Reflexbewegungen bestimmt darzuthun. Drückt man eine Darmstelle, so ist allerdings die an der gereizten Stelle zunächst entstehende locale Einschnürung als directe Reizbewegung aufzufassen, allein die hieran sich anschliessenden, weiter schreitenden peristaltischen Bewegungen sind entschieden Reflexbewegungen; es geht von der gereizten Stelle eine centripetale Erregung bis zu den Centralapparaten, welche sie in bestimmter Reihenfolge und Coordination auf motorische Fasern übertragen. Die einmal aufgetauchte Ansicht, dass die fortschreitende peristaltische Bewegung durch den Druck bedingt sei, welchen die primär contrahirte Faser auf die Nerven der folgenden u. s. w. ausübe, dürfte jetzt schwerlich noch Anhänger finden, obwohl eine ähnliche Theorie für die Herzcontraction vor Kurzem noch vertheidigt wurde. Aehnlich verhält es sich mit den Contractionen der übrigen vom Sympathicus versorgten Muskelhäute, z. B. des Uterus und der Tuben; in der Mehrzahl der Fälle kommen dieselben auf reflectorischem Wege zu Stande.[5] Die meiste Schwierigkeit für die Erklärung haben die von den Nervenwurzeln oder dem Rückenmark und Hirn aus im Gebiete des Sympathicus hervorgebrachten Bewegungen gemacht; hauptsächlich aber nur darum, weil man an ihre Kritik mit vorgefassten einseitigen Meinungen ging. Es ist entschieden unrichtig, aus der Erregbarkeit motorischer Fasern der Eingeweide vom Cerebrospinalsystem aus die vollständige Abhängigkeit des Sympathicus von letzterem zu erschliessen, wie früher von VALENTIN, neuerdings auch von BUDGE geschehen ist; ebenso unrichtig aber, trotz derselben die vollkommene Unabhängigkeit des Sympathicus aufrecht erhalten zu wollen, wie von VOLKMANN u. A. geschehen ist. Die Vertheidiger der letzteren Ansicht haben z. B. die Bewegungen des Darmes auf Reizung der vorderen Nervenwurzeln entweder aus dem Uebertritt motorischer Cerebrospinalfasern in die Bahn des Sympathicus, oder aus der Gegenwart centripetaler sympathischer Fasern in den vorderen Wurzeln, deren Erregung reflectorisch in den Ganglien auf motorische Sympathicusfasern überspringt, erklären wollen. Unseres Erachtens ist aber die wahrscheinlichste Erklärung die, dass die Centralapparate des Rückenmarks und Gehirns durch die Spinalnervenwurzeln Communicationsfasern zu den motorischen Nervenzellen der Ganglien schicken, so dass, unbeschadet der automatischen oder reflectorischen Auslösung motorischer Innervation in letzteren, auch das Cerebrospinalorgan ihnen den Anstoss zu dieser Innervation zuleiten kann.

Ueber die Art der motorischen Thätigkeitsäusserung des Sympathicus herrschen ebenfalls noch Zweifel und Widersprüche. Die Bewegungen, welche der erregte Sympathicus hervorbringt, haben in ihrer Beschaffenheit und in ihrem Verhältniss zum ursächlichen Reiz manche Eigenthümlichkeit, welche man früher auf eine specifische Wirkungsqualität der sympathischen Fasern, den cerebrospinalen gegenüber, zurückzuführen geneigt war. Ein auffallender Unterschied ist zunächst der, dass es in der Sphäre des Sympathicus kein Analogon des allgemeinen

Tetanus der animalen Muskeln giebt, welcher auf Reizung des Rückenmarks synchronisch mit dem Reiz eintritt und aufhört. Tetanisirt man mit einem unterbrochenen Strome den Gränzstrang, den man als Analogon der Medulla betrachtet, so entstehen zwar energische Contractionen in den Eingeweidemuskeln, aber nicht ein im Moment der Schliessung des Stromes beginnender und im Moment der Oeffnung abgebrochener Starrkrampf. Die Contractionen stehen in keinem so exacten zeitlichen Verhältniss zum Reiz, wie die der animalen Muskeln. Ebenso ist das Verhalten der vom Sympathicus versorgten Muskeln gegen direct auf ihre Substanz angebrachte Reize ein anderes, als das der vom Cerebrospinalsystem versorgten, wie bereits bei der Lehre von der Thätigkeit organischer Muskeln erörtert ist. In diesen Thatsachen liegt aber durchaus kein Beweis für eine specifische Leistungsfähigkeit der sympathischen Nerven an sich, sondern einfacher sind dieselben theils auf eine wesentlich verschiedene Beschaffenheit der von ihnen versorgten Muskeln, theils auf die eigenthümliche Anordnung des Nervenmechanismus zurückzuführen. Aus ersterer Ursache ist die trägere, mit dem Reiz nicht Schritt haltende Reaction der direct gereizten Eingeweidemuskeln zu erklären, die eigenthümliche Combination der organischen Muskelnerven durch peripherische Ganglien ist als Ursache anzusehen, dass Tetanisiren des Gränzstranges keinen allgemeinen Starrkrampf, sondern eine vorübergehende peristaltische Bewegung der Därme erzeugt. Für die Darmmuskeln stellen nicht sowohl die Ganglien des Gränzstranges, als die peripherischen Ganglien des *plexus solaris* die Centralapparate dar, welche zu ihnen in gleichem Verhältniss, wie das Rückenmark zu den willkührlichen animalen Muskeln steht. Reizung des *plexus solaris* durch chemische Agentien erzeugt daher, wie zuerst J. Mueller[4] beobachtet hat, eine tumultuarische peristaltische Bewegung, während dieselbe auf Reizung des Gränzstranges häufig ausbleibt. Ja es hat sich die merkwürdige Thatsache herausgestellt, dass der Gränzstrang eine grosse Summe von Fasern zur Peripherie schickt, welche sich zu den Darmmuskeln nicht als Motoren, sondern im Gegentheil, wie der Vagus zu den Herzmuskeln, als Hemmungsapparate der Contraction verhalten. Ludwig und Haffter[5] hatten sich schon überzeugt, dass Galvanisiren der *nervi splanchnici* keine Contractionen der Därme hervorruft, ihre Durchschneidung zwar heftige Schmerzen erregt, aber die rhythmischen Bewegungen der Därme nicht aufhebt. Pflueger[6] wies nach, dass Tetanisiren dieser Aeste der Brustknoten des Sympathicus die im Gange begriffenen peristaltischen Bewegungen augenblicklich sistirt, wie der gereizte Vagus die Herzcontraction. Oeffnete Pflueger einem lebenden Kaninchen die Bauchhöhle, so stand der heftig in Bewegung gerathene Dünndarm augenblicklich still, wenn er die Elektroden des Inductionsapparates in einiger Entfernung von einander auf die Brustwirbel anbrachte; derselbe Erfolg trat ein, wenn er den Strom auf das peripherische Ende des blossgelegten und durchschnittenen *nervus splanchnicus* wirken liess. Die noch unerledigte Frage, ob diese eigenthümliche Wirkung des Splanchnicus vom Rückenmark abhängig

oder eine selbstständige ist, wollen und können wir nicht weiter erörtern; die nächste Erklärung liegt nach dem beim Herz Gesagten auf der Hand. Die Därme gerathen durch eine automatisch oder reflectorisch oder durch directe Reize in den peripherischen Ganglien erzeugte Erregung in Contractionen; der *nervus splanchnicus* inserirt seine Fasern in dieselben Ganglienzellen, mit denen die motorischen Darmnerven in Verbindung stehen, die Wirkung seiner zu diesen Zellen geleiteten Erregung ist die Inhibition des darin erzeugten bewegungerregenden Vorganges. Wie dies geschieht, müssen wir hier ebenso unentschieden lassen, als beim Vagus, oder der Hemmungswirkung des Hirns auf die Reflexaction des Rückenmarks.

Wie man Rückenmark und Gehirn früher als die Quellen einer continuirlichen Erregung niederen Grades der von ihm ausgehenden Motoren betrachtete, und als Resultat derselben den wiederholt besprochenen „lebendigen Tonus“, d. h. ein beständiges Verharren der animalischen Muskeln in einem niederen Contractionszustande hinstellte, ebenso hat man dem Sympathicus einen solchen beständigen Erregungseinfluss, und den von ihm versorgten Muskeln einen Tonus vindicirt. Während man den Tonus der animalischen Muskeln wohl als beseitigte Irrlehre, widerlegt durch Ed. Weber's und neuerdings Heidenhain's Untersuchungen, ansehen darf, ist der Tonus der organischen Muskeln, besonders gewisser, noch in fast allgemeinem Ansehen und gerade durch neuere Experimentalforschungen in demselben befestigt worden. Ganz besonders sind es die glatten Muskeln der Gefässwandungen, für welche die Existenz eines Tonus für ausgemacht gilt; die Discussion dreht sich fast nur noch darum, ob die Ganglien des sympathischen Systems, oder auch hier das Rückenmark als Quelle der tonischen Erregung zu betrachten ist. Wir haben uns oben dagegen ausgesprochen; prüfen wir jetzt die Thatsachen, namentlich die neuerdings beigebrachten Beweise. Bernard[7] machte zuerst die interessante Beobachtung, dass Durchschneidung des Sympathicus am Halse neben den zum Theil schon besprochenen Bewegungsstörungen constant eine Temperaturerhöhung auf der entsprechenden Seite des Kopfes nach sich zieht. Die Differenz, an den Ohren oder den Nasenhöhlen beider Seiten gemessen, beträgt bei Hunden, Katzen, Pferden, Kaninchen 3—6° C., sie erhält sich in etwas geringerem Grade wochenlang; in sehr warmen Räumen kann sie durch Erhöhung der Temperatur der gesunden Seite mehr weniger ausgeglichen werden, in kalten Räumen sinkt die Temperatur der verletzten Seite langsamer, als die der anderen. Bernard stellte ferner fest, dass auf der verletzten Seite durch eine merkliche Erweiterung der Arterien eine stärkere Füllung derselben und der Capillaren eintritt, dass dagegen Reizung des obersten Halsganglions das Gegentheil bewirkt, Verengerung der Gefässe und Erniedrigung der Temperatur; nach dem Aufhören des Reizes kehren die vorherigen Extreme zurück. Diese interessanten ursprünglichen Beobachtungen sind durch zahlreiche Versuche theils von Bernard selbst, theils von Budge, Waller, Brown-Sequard, Schiff, Donders, de Ruiter,

van der Becke Callenfels [8] bestätigt und wesentlich erweitert worden. Budge wies nach, dass die Wirkung des Sympathicus auf das Gefässlumen und die Wärme, wie der Einfluss desselben auf die Iris vom Rückenmark abhängt, und zwar von demselben Abschnitt, wie letzterer. Entfernt man eine Seitenhälfte des Rückenmarks vom letzten Hals- bis zum dritten Brustwirbel, so erhöht sich in kurzer Zeit die Temperatur des Ohres derselben Seite um 5⁰; dasselbe wird durch Durchschneidung der betreffenden vorderen Wurzeln, nicht aber der hinteren Wurzeln bewirkt. Waller bestätigte diesen Einfluss des Rückenmarks und fand den zwischen dem zweiten und dritten Halswirbel gelegenen Abschnitt am wirksamsten. Nach ihm erscheint nach Durchschneidung des Halsstammes des Sympathicus zunächst die Pupillenveränderung, unmittelbar darauf lässt sich bereits an den Bindehautgefässen die Erweiterung erkennen, während am Ohr die Arterienerweiterung erst nach einigen Minuten deutlich wird. Galvanisiren des Sympathicus verengt die Arterien bis zum völligen Verschluss des Lumens, hebt sogar die durch örtliche Reizmittel bewirkte (entzündliche) Erweiterung vollständig auf, ist aber, wie die Durchschneidung, ohne Einfluss auf das Lumen der Venen. Bei 0⁰ Lufttemperatur erhielt Waller durch die Sympathicusdurchschneidung eine Differenz von 10⁰ auf beiden Seiten. Er wies ferner nach, dass Galvanisiren des Kopfendes des durchschnittenen Stammes nur in den ersten Tagen nach der Operation die erhöhte Temperatur herabzusetzen vermöge, weil später in diesem Abschnitt bis zum obersten Ganglion die bekannte Degeneration der von ihrem Centrum getrennten Fasern eintritt. Bernard selbst kam bei späteren Versuchen in Betreff des Einflusses des Cerebrospinalorgans auf die Temperatur zu anderen Resultaten, als Budge und Waller. Durchschneidung des Trigeminus bedingte eine Herabsetzung der Temperatur des linken Ohres, ebenso giebt er an, nach Durchschneidung der vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln eine Temperatur*abnahme* des betreffenden Schenkels gefunden zu haben, folgert daher, dass die Durchschneidung der motorischen und sensibeln Cerebrospinalfasern die entgegengesetzte Wirkung von der, welche die Section sympathischer Fasern bedingt, hervorbringt. Brown-Sequard bestätigt ebenfalls die Temperaturerhöhung bei Durchschneidung, die Erniedrigung bei Galvanisiren des Sympathicus, und wies nach, dass Galvanisiren der von den Bauchganglien zu den Gefässen der Hinterextremitäten gehenden sympathischen Fäden denselben Einfluss auf das Lumen derselben habe, wie Reizung des Halstheiles auf die Kopfgefässe, dass aber auch eine einfache Vermehrung des Blutzuflusses zum Kopfe denselben Erfolg wie die Sympathicusdurchschneidung haben könne. In äusserst sorgfältiger Weise hat Schiff die in Rede stehenden Thatsachen einer wiederholten Experimentalprüfung unterworfen. Die Hauptresultate des Bernard'schen Versuches bestätigt auch er; die Temperatur-Zu- und Abnahme hält Schritt mit der Veränderung des Lumens der kleineren Gefässe, welche er, wie Bernard, nach Durchschneidung des Sympathicus in Folge der eingetretenen Lähmung sich erweitern, auf Reizung des Nerven in Folge activer Contrac-

tion ihrer Muskeln sich verengern lässt. Die Temperaturzunahme bleibt aus, wenn vor der Sympathicusdurchschneidung die Carotiden und Vertebralarterien unterbunden wurden. Nicht alle Gefässe des Kopfes hängen vom Sympathicus ab, die Gefässe der Iris, theilweise der Bindehaut, des Zahnfleisches des Unterkiefers, des Bodens der Mundhöhle etc. hängen nach SCHIFF vom Trigeminus ab. Dies bildet jedoch so lange keinen wesentlichen Unterschied, als nicht erwiesen ist, dass diese Trigeminusfasern direct vom Gehirn, und nicht vom Ganglion entsprungen sind, da sie in letzterem Falle ebenfalls zum sympathischen System im weiteren Sinne gehören. Die folgenden Erfahrungen lassen ersteres Verhalten ebenso gut möglich, als letzteres erscheinen. Gegen BERNARD, übereinstimmend mit BUDGE, sucht nämlich SCHIFF durch zahlreiche Experimente zu beweisen, dass die Gefässnerven, deren Durchschneidung die Temperaturerhöhung zur Folge hat, ihr Centrum im Rückenmark haben, und von hier aus sogar nur theilweise durch die Ganglien des Gränzstranges hindurch in dessen Bahn sich begeben, zum Theil dagegen in der Bahn der Spinalnerven verbleiben. Er bestätigt zunächst BUDGE's Erfahrung, dass Zerstörung des untersten Halsmarkes und des obersten Brustmarkes Arterienerweiterung und Temperaturerhöhung, Reizung desselben Theiles das Gegentheil bewirkt, so lange der Halsstamm des Sympathicus unversehrt ist; Zerstörung des Rückenmarks vom 5.—6. Brustwirbel abwärts bedingt Temperaturerhöhung der hinteren Extremitäten, einseitige Zerstörung des Lendenmarks einseitige Temperaturzunahme des Unterschenkels um 5—12°. Die Gefässnerven des Kopfes scheinen zum Theil in gar keiner Beziehung zum Sympathicus zu stehen. Abgesehen von den schon erwähnten Trigeminusfasern, hat SCHIFF erwiesen, dass Durchschneidung des spinalen Auricularnerven in gleicher Weise Temperaturerhöhung des Ohres bedingt, wie Durchschneidung des Sympathicus, dass Reizung beider Nerven verschiedene Gefässe des Ohres verengt, dass die Durchschneidung des Auricularis auch nach Exstirpation des obersten Halsganglions die Temperatur erhöht, die betreffenden Fasern also nicht aus dem Verbindungszweig mit diesem Ganglion herrühren, dass ferner auch der *nervus facialis* Gefässnerven führt, die er aber vom Vagus, nicht vom Sympathicus zugeführt erhält. Weiter fand SCHIFF, dass Durchschneidung des Ischiadicus einer Seite, oder seiner Rückenmarkswurzeln Temperaturerhöhung (bis zu 8° C.) der gelähmten Extremität bedingt; hatte er zunächst die Wurzeln durchschnitten, so stieg die erhöhte Wärme noch mehr, wenn er nachträglich den Stamm durchschnitt, ein Beweis, dass ein Theil der Gefässnerven demselben unterhalb der Wurzeln zugeführt wird, zunächst wohl unstreitig durch die *rami communicantes*, mittelbar vielleicht auch aus entfernteren Rückenmarksprovinzen, nicht aber durch die Spinalganglien, da sich kein Unterschied ergab, wenn die Section unterhalb oder oberhalb derselben ausgeführt war. In gleicher Weise steigt die Temperatur der vorderen Extremitäten durch Durchschneidung des *plexus brachialis*, und zwar in beträchtlicherem Grade als nach alleiniger Zerstörung des untersten Halsknotens und der obersten Brust-

knoten des Sympathicus. Ein merkwürdiges Resultat gab die einseitige Verletzung des verlängerten Markes, insofern die Temperatur des Kopfes, der unteren Abschnitte der vier Extremitäten auf der Seite der Verletzung, die Temperatur des Rumpfes, des Oberarms und Oberschenkels dagegen auf der gesunden Seite stieg.[9]

In vielfacher Beziehung von grösstem Interesse sind die von van der Becke Callenfels unter Donders' Leitung angestellten Versuche, wie uns auch die Auslegung des Phänomens dieses Beobachters die richtigste dünkt. Derselbe geht von der Betrachtung einer ganz eigenthümlichen, von Schiff[10] entdeckten Erscheinung aus, nämlich von einer im Normalzustand ohne Reizung oder Durchschneidung des Sympathicus am Kaninchenohr wahrnehmbaren, rhythmisch abwechselnden Erweiterung und Verengerung der Arterien. Schiff, welcher diese Erscheinung unter dem Namen eines accessorischen Arterienherzens beschreibt, sah die von den Herzbewegungen unabhängigen Contractionen der Ohrarterien 3—8mal in einer Secunde von kürzer dauernden Erweiterungen unterbrochen eintreten, auf örtliche Reize aber den erweiterten Zustand sogleich in den contrahirten übergehen, und letzteren dauernd werden. Callenfels bestätigt das Factum, jedoch mit einigen Abweichungen. Er beschreibt den Verlauf des Phänomens in der Art, dass eine an den Stämmen der Ohrarterien beginnende Erweiterung centrifugal auf die kleineren Aeste und Venen fortschreitet, nach 6—12 Secunden ihr Maximum erreicht, um einer ebenfalls vom Stamm zu den Aesten der Arterien fortschreitenden Verengerung Platz zu machen. Bei kalter äusserer Temperatur bleiben die Arterien dauernd verengt, selbst mehrere Stunden lang, bei grosser Luftwärme zuweilen dauernd erweitert. Reizt man die verengten Arterien galvanisch oder elektrisch, so gehen sie in den erweiterten Zustand über; umgekehrt verengern sich die erweiterten Gefässe auf Reize augenblicklich, aber nicht anhaltend, die Contraction geht nach wenigen Secunden in Erweiterung über. Callenfels beobachtete eine geringere Häufigkeit des periodischen Wechsels als Schiff; die einzelne Periode dauert nach Ersterem meist über eine Minute, die Perioden sind unter sich sehr ungleich. Mit Recht erklären sich Donders[11] und Callenfels gegen Schiff's Ausspruch, dass dieser rhythmische Wechsel als accessorische Herzthätigkeit zu betrachten sei; eine Contraction der Arterien hat in Betreff der Wirkung auf die Blutbewegung nichts gemein mit einer Herzcontraction; die Arteriencontraction beschränkt im Gegentheil die Blutbewegung in der betreffenden Gefässprovinz, die Erweiterung vermehrt und erleichtert den Zufluss. Wichtig ist der von Callenfels erwiesene Zusammenhang zwischen dem Zustand der Ohrgefässe und der Temperatur des Ohres. Bei bleibender Verengerung übertrifft die Ohrwärme die äussere Temperatur nur um wenige Grade, bei periodischem Wechsel steigt die Ohrwärme um so höher, je anhaltender die Erweiterungen, bei langsamem Wechsel kann man die Zunahme mit jeder Erweiterung, die Abnahme mit jeder Contraction direct nachweisen und messen. Das Kaninchenohr bildet demnach einen wichtigen Moderator der Eigenwärme dieser Thiere, durch

die verschiedene Dauer der einzelnen Zustände, die Häufigkeit des Wechsels derselben in den Ohrarterien wird nachweisbar die Grösse der Wärmeabgabe regulirt, das Ohr erscheint seines Haarmangels wegen als der einzige zu dieser Thätigkeit befähigte Theil der äusseren Kaninchenoberfläche. Die Folgen der Durchschneidung und Reizung des Sympathicus fand CALLENFELS im Allgemeinen, wie sie von BERNARD und seinen Nachfolgern beschrieben worden sind; Gefässerweiterung und Temperaturzunahme beginnen gleichzeitig unmittelbar nach der Durchschneidung, und steigen einander parallel bis zu einem Maximum, welches zuweilen schon nach wenigen Minuten, zuweilen erst nach Stunden erreicht wird. Exstirpation des obersten Ganglions fand CALLENFELS im Widerspruch mit BERNARD von geringerem Einfluss auf Gefässlumen und Temperatur, als Section des Stammes. Galvanische Reizung des Sympathicus bewirkt zunächst Verengerung und Temperaturabnahme, später aber in Folge der eingetretenen Erschöpfung der vasomotorischen Nerven und Gefässmuskeln das Gegentheil. Die Ohren beider Seiten zeigen ein antagonistisches Verhalten; Durchschneidung des Sympathicus auf einer Seite bewirkt nach CALLENFELS Erweiterung und Temperaturzunahme auf der Seite der Verletzung, auf der anderen dagegen Contraction und Temperaturabnahme; reizt man aber ein Ohr direct, so zeigt sich die anfängliche Verengerung und folgende Gefässerweiterung auch am nicht gereizten Ohre.[1 2]

Es ist ausserordentlich schwierig, diese interessanten, leider nicht vollständig untereinander übereinstimmenden Beobachtungen richtig zu interpretiren. Es steht fest, dass die Durchschneidung einer Anzahl in der Bahn des Sympathicus verlaufender Fasern zur Erweiterung der arteriellen Gefässe und zur Temperaturerhöhung in den stärker injicirten Körpertheilen führt. Die von der Mehrzahl adoptirte Erklärung dieses Factums lautet folgendermaassen: Die fraglichen sympathischen Nervenfasern sind motorische Nerven der organischen Muskeln der Arterienwände, und halten dieselben, so lange sie mit ihren Centralorganen verbunden sind, in beständiger tonischer Contraction, durch welche sie der Ausdehnung der Gefässe durch den Blutdruck activen Widerstand leisten. Sind die Nerven durchschnitten, so hört der continuirliche Erregungszufluss zu den Gefässmuskeln auf, diese erschlaffen gelähmt, so dass das Blut von ihnen unbehindert, seiner Druckgrösse entsprechend, die Arterien, und in Folge davon die Capillaren erweitert, mithin durch den vermehrten Blutzufluss ein erhöhter Stoffwechsel und durch diesen gesteigerte Wärmeproduction eintreten muss. Der Streit dreht sich hauptsächlich nur noch um die bei allen Functionen des Sympathicus entgegentretende Frage, ob der erörterte Einfluss auf die Gefässe und mittelbar auf die Wärmeproduction eine selbstständige von Hirn und Rückenmark unabhängige Thätigkeit des Sympathicus darstellt, oder ob er auch in dieser Beziehung unter der Botmässigkeit des Cerebrospinalorgans steht. Während BERNARD u. A. die Selbstständigkeit der sympathischen Gefässnerven behaupteten, ist es durch BUDGE's und besonders SCHIFF's Beobachtungen fast zur Gewissheit ge-

worden, dass Hirn und Rückenmark die letzte Quelle dieses Einflusses bilden, und sogar zur Leitung desselben nach der Peripherie sich nicht ausschliesslich des Weges durch die sympathischen Ganglien zu bedienen scheinen. Es stimmt dies auch, die Richtigkeit obiger Erklärung vorausgesetzt, vortrefflich mit PFLUEGER's Entdeckung, dass durch Reizung der vorderen Rückenmarkswurzeln eine active Verengerung der Arterien hervorgerufen werden kann. So plausibel die Zurückführung der Wärmeerhöhung nach Durchschneidung des Sympathicus auf Lähmung vasomotorischer Nerven, der reciproken Wärmeabnahme bei Reizung des Sympathicus auf Erregung dieser Nerven erscheinen mag, so bleibt doch die Herzuziehung eines Tonus, einer beständigen Erregung jener Nerven und daraus resultirenden beständigen Contraction der Gefässmuskeln unseres Erachtens äusserst bedenklich. Es lässt sich zwar das Vorhandensein dieses Tonus für die organischen Muskeln nicht mit der Bestimmtheit widerlegen, wie dies durch ED. WEBER und HEIDENHAIN für die animalischen Muskeln geschehen ist, allein die anderweitige vollständige Analogie beider Muskelklassen macht es sehr unwahrscheinlich, dass die eine Klasse einem für die andere erwiesenen Grundgesetz, dem Gesetz der Ermüdung, nicht unterworfen sein sollte, dass ebenso die betreffenden Nervenfasern einer continuirlichen Erregung, wenn auch niederen Grades, ohne durch dieselbe erschöpft zu werden, fähig sein sollten. Es bildet ferner einen unerklärten Widerspruch der Umstand, dass die ebenfalls mit Muskeln und Nerven versorgten Venen weder auf Reizung des Sympathicus oder der Rückenmarkswurzeln eine Contraction zeigen, noch auf Durchschneidung der Nerven an der Erweiterung der Arterien Theil nehmen. Es führt zu nichts, sich in Vermuthungen zu ergehen, wie die beschriebenen Erscheinungen mit Umgehung der Tonusannahme zu erklären sein könnten; es lässt sich keine erweisbare bessere Hypothese an die Stelle der jetzt gültigen setzen. BERNARD selbst zweifelt in seiner späteren Arbeit, dass die Trennung des Sympathicus Lähmung der Arterien bewirke, und ist geneigt, die Folgeerscheinungen der Section auf active Wirkungen zurückzuführen; jedoch sind seine Gründe hierzu durchaus unklar, abgesehen davon, dass *a priori* ein directer activer Einfluss der Nerven auf die Temperatur nicht füglich denkbar ist, und BERNARD auch die Art, wie ein solcher zu denken sei, ganz unerörtert lässt. BERNARD meint, dass die Erhöhung der Temperatur um 6—7° nicht allein von der grösseren Menge des Blutes, welches die erweiterten Arterien zuführen, herrühren könne, namentlich da sich am Tage nach der Operation häufig eine bedeutende Verminderung der Injection ohne entsprechende Temperaturerniedrigung zeige. Die Beobachtungen von SCHIFF und CALLENFELS dagegen weisen eine so strenge Proportionalität zwischen Blutzufuhr und Wärmeabgabe nach, dass an der unbedingten Abhängigkeit letzterer von ersterer nicht zu zweifeln ist. Dass Unterbindung der Venen wie der Arterien zu Temperaturabnahme in Folge des gehemmten Blutlaufes und dadurch gehemmten Stoffwechsels führt, kann nichts gegen die Lähmungstheorie beweisen. Nehmen wir an, dass die Gefässmuskeln nicht beständig contrahirt sind,

sondern nur zeitweilig unter gewissen Bedingungen sich contrahiren, und dadurch einem erhöhten Blutdruck Widerstand leisten, so lässt sich daran denken, dass die Durchschneidung des Sympathicus primär auf irgend eine Weise vermehrte Blutzufuhr und dadurch erhöhten Druck bedingt, dieser aber in Folge der aufgehobenen Fähigkeit der Gefässmuskeln, in active Contraction zu gerathen, zur Erweiterung führt. SCHIFF bemerkte zwar kein Steigen des in die Carotis eines Kaninchens eingebrachten Hämadynamometers nach Durchschneidung des Sympathicus; allein eben durch die gleichzeitig erzeugte Nachgiebigkeit der gelähmten Arterienwandungen kann die Erhöhung des Blutdrucks in *statu nascenti* vernichtet werden.[13]

Bereits vor der Entdeckung der Temperaturveränderungen, welche die Reizung oder Durchschneidung des Sympathicus am Halse mittelbar bedingt, war AXMANN[14] auf anderen Wegen zu der Ansicht gelangt, dass derselbe zur „Contractilität" der Gefässe in nächster Beziehung stehe. Fussend auf das oben mitgetheilte Schema des Ursprunges und Verlaufes der Gangliennervenfasern, suchte er die Function der von den Spinalganglien und sympathischen Ganglien des Gränzstranges entspringenden Fasern aus den consecutiven Störungen zu ermitteln, welche die Durchschneidung jenes Systemes an verschiedenen Stellen, theils in den Nervenwurzeln, theils im spinalen Nervenstamm unter- oder oberhalb des Zutrittes des *ramus communicans*, theils in letzterem selbst, theils endlich die Exstirpation eines Theiles des Gränzstranges nach sich zieht. Während er aus seinen Beobachtungen erschloss, dass Trennung der in den Spinalganglien entsprungenen zur Peripherie gehenden Fasern eine Reihe von Ernährungsstörungen bedinge, auf die wir zurückkommen, glaubte er als Folge der Durchschneidung der gangliosympathischen Fasern (wie er die von den Gränzstrangganglien entsprungenen Fasern im Gegensatz zu den erstgenannten, den gangliospinalen, nennt) den „Verlust der vitalen unwillkührlichen Contractilität" in den thierischen Geweben überhaupt erkannt zu haben. Hatte er nämlich den Rückenmarksnerven einer Extremität unterhalb des Zutrittes des *ramus communicans*, oder letzteren selbst durchschnitten, oder den betreffenden Abschnitt des Gränzstranges exstirpirt, so beobachtete er im peripherischen Verbreitungsbezirk (ausser den von Durchschneidung der spinalen und gangliospinalen Fasern abhängigen Störungen) regelmässig Stockung der Circulation, beträchtliche Anfüllung der Blutgefässe, und in Folge davon seröse Transsudate und Blutextravasate. Bevor der Kreislauf zum völligen Stillstand kommt, soll nach AXMANN eine zeitweilige Beschleunigung desselben eintreten. Wäre auch das Factum völlig richtig, der Stillstand der Circulation die constante Folge der Trennung der gangliosympathischen Fasern von ihren Centralapparaten, so blieben doch gegen den AXMANN'schen Schluss, besonders in der von ihm gegebenen Fassung, gewichtige Bedenken. Allein schon die Thatsache ist in Zweifel gezogen worden; L. MEYER[15] konnte nach Durchschneidung der *rami communicantes* des Ischiadicus mit dem Gränzstrang nur eine stärkere Füllung der Blutgefässe der Extremität, aber weder eine anfäng-

liche Beschleunigung, noch eine endliche Stockung des Kreislaufes wahrnehmen; es muss also mindestens die directe Abhängigkeit der von Axmann beobachteten Stockung von der Nervendurchschneidung in Zweifel gezogen werden. Die Erklärung einer nach der Operation eintretenden Erweiterung der Blutgefässe muss natürlich mit der für die eben beschriebenen Bernard'schen Beobachtungen gültigen zusammenfallen; man würde die Erscheinung auf die Lähmung der vasomotorischen Nerven zurückführen. Die Erklärung der Blutstockung dagegen, wo sie eintritt, bietet mehr Schwierigkeiten; die von Axmann gegebene ist ungenau und theilweise unphysiologisch. Axmann betrachtet als Ursache der Stockung den Verlust der vitalen Contractilität aller Gewebe; dieser Ausdruck kann nur auf ein Gewebe, das Muskelgewebe, bezogen werden, nicht aber auf alle, wie von Axmann geschieht, welcher z. B. die aufgehobene Contractilität der Capillaren obenanstellt. Allein auch der auf „eine Lähmung der Arterienmuskeln" reducirte Ausdruck erklärt die Stockung durchaus nicht ohne Weiteres, da wir wissen, dass die Muskeln keinerlei active Rolle bei der Fortbewegung des Blutes spielen; Axmann hat also weder das Factum der Stockung, noch die Function der gangliosympathischen Fasern aufgeklärt. Er vermisste die Stockung, wenn er die Spinalnerven oberhalb des Zutrittes des *ramus communicans* durchschnitten hatte, und sieht hierin den Beweis dafür, dass die sogenannte Contractilität unter der Herrschaft der gangliosympathischen Fasern steht. Hierin liegt aber ein Widerspruch gegen Schiff's Beobachtungen, nach welchen die Lähmung der Gefässwände in gleicher Weise, wie nach Durchschneidung des Sympathicus, auch nach Trennung der Nervenstämme, Nervenwurzeln und des Rückenmarkes eintritt. Endlich ist noch hervorzuheben, dass Axmann die von ihm beobachtete zeitweilige Widerkehr der Blutbewegung gänzlich unbefriedigend erklärt, indem er sie auf Rechnung einer den Geweben selbst inwohnenden Contractilitätskraft, welche neben der von den gangliosympathischen Fasern abhängigen bestehen soll, zu setzen versucht. Es bedarf keiner Erörterung, dass die heutige Physiologie von einer solchen Contractilitätskraft der Muskeln oder gar aller Gewebe nichts weiss.

Die Annahme eines vom Sympathicus ausgehenden Tonus organischer Muskeln ist noch anderweitig zu physiologischen und pathologischen Hypothesen verwendet worden; es ruht auf derselben z. B. die schon angedeutete, unten noch näher zu betrachtende Koelliker'sche Erectionstheorie.

Einige interessante Beobachtungen deuten darauf hin, dass der Sympathicus auch zur Thätigkeit gewisser animalischer Muskeln in Beziehung steht, wenn sich auch für diese Beziehung noch kein scharfer Ausdruck gewinnen lässt. Durchschneidet man den Sympathicusstamm am Halse, so zeigen sich nach übereinstimmenden Beobachtungen von Bernard, Brown-Sequard, Remak, Schiff u. A. am Auge folgende Erscheinungen neben der schon besprochenen Pupillenverengerung. Der Augapfel zieht sich auffallend nach hinten in die Orbita zurück, die *membrana nictitans* schiebt sich vor, das obere Augenlid sinkt herab,

während das untere etwas steigt, so dass die Lidspalte sich beträchtlich verengt. Galvanisirt man dagegen den peripherischen Stumpf des Sympathicus, so zeigen sich die entgegengesetzten Verhältnisse. Der Augapfel tritt beträchtlich nach vorn, sogar weiter, als sein Rücktritt nach der Durchschneidung betrug, das obere Augenlid hebt sich langsam, die Nickhaut zieht sich zurück. Die Art des causalen Zusammenhanges dieser Phänomene mit der Durchschneidung und Reizung des Sympathicus ist durch keine der bis jetzt vorgebrachten Hypothesen befriedigend erklärt. Bernard führt dieselben auf die Erweiterung der Blutgefässe zurück, Schiff wendet hiergegen ein, dass das Zurückziehen des Augapfels auch nach Unterbindung der grossen Halsarterien noch eintritt, während dann die Gefässerweiterung und Wärmeerhöhung ausbleibt. Schiff betrachtet das Vortreten des Augapfels bei Reizung des Sympathicus als Wirkung der beiden *musculi obliqui,* da die Erscheinung nach Durchschneidung derselben ausblieb; diese Thätigkeit animaler Muskeln parallelisirt er mit der Thätigkeit organischer Muskeln, da der Augapfel nach dem Aufhören der Reizung (besonders des nicht durchschnittenen Sympathicus) nur allmälig seine normale Stellung wieder einnimmt. Remak [16] geht noch weiter, indem er einen vom Sympathicus abhängigen Tonus jener animalischen Augenmuskeln annimmt, die Folgeerscheinungen der Durchschneidung als Ausdrücke einer sympathischen Lähmung derselben, die Folgen der Reizung als Ausdrücke eines sympathischen Krampfes, die neben spinaler Lähmung und spinalem Krampf bestehen sollen, betrachtet.

Eine dritte Klasse functioneller Beziehungen des Gangliennervensystems bildet der Einfluss desselben auf die Ernährungsvorgänge. Leider tritt uns auch hier ein Chaos von Thatsachen entgegen, aus denen aber bis jetzt kaum ein einziger exacter physiologischer Lehrsatz hat abgeleitet werden können. Von einem Theile des hier abzuhandelnden Materials ist bereits die Rede gewesen; bei der Lehre von den Hirnnerven ist der Nachweis geliefert worden, dass die Nerven überhaupt mannigfach und wesentlich in die Vorgänge der Ernährung und Absonderung eingreifen; wir erinnern an die Folgeerscheinungen der Trigeminusdurchschneidung am Auge, an die Lungendegeneration nach Durchschneidung des Vagus, an die Abhängigkeit der Speichelsecretion von der Reizung der Drüsennerven. Mussten wir auch überall die Erklärung des Abhängigkeitsverhältnisses schuldig bleiben, so kamen wir doch bereits zu dem Resultat, dass die betreffenden Fasern der Hirnnerven wahrscheinlich alle oder grösstentheils aus den extracerebralen Ganglien entsprungen sind, mithin zum Gangliennervensystem im weiteren Sinne gehören. Die Untersuchung des Ernährungseinflusses des Sympathicus hat mehrere Aufgaben zu lösen: es gilt erstens nachzuweisen, worin dieser Einfluss besteht, welche Vorgänge des Stoffwechsels der Nervenmitwirkung bedürfen, worin das Wesen der Nervenwirkung besteht; zweitens haben wir auch hier nach den Centralheerden dieser Nervenaction zu forschen und zu entscheiden, ob und welche Ganglien dieselbe primär erzeugen, oder ob auch für diese Thätigkeit das Cere-

brospinalorgan als Centrum zu betrachten ist. Die Antworten auf die erste Reihe von Fragen sind sehr dürftig. Es steht zunächst fest, dass die sympathischen Nerven schon durch ihre Beherrschung der Muskeln aller vegetativen Organe tief in die vegetativen Processe eingreifen, wenn auch durchaus nicht, wie von einigen Seiten versucht worden ist, ihr ganzer Ernährungseinfluss auf diese mechanische indirecte Wirkung zurückgeführt werden kann. Giebt es einen Tonus der Gefässe, so liegt auf der Hand, dass ein Nachlassen oder eine Steigerung desselben durch Verminderung oder Erhöhung der vermeintlich continuirlichen Nervenerregung Aenderungen in den Kreislaufsverhältnissen der einzelnen Organe herbeiführen muss, welche unausbleiblich Aenderungen in den Gliedern der vegetativen Processkette nach sich ziehen. Wir sehen als primäre Erscheinung der Secretion in den Drüsen eine Blutanhäufung vorausgehen; ist diese nun auch nicht die einzige Bedingung der Secretion, so ist sie doch unumgänglich nothwendig, und kann durch ein Nachlassen des arteriellen Tonus, vielleicht auch durch eine Verengerung der Venen herbeigeführt werden. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass verengte und erweiterte Gefässe sich nicht ganz gleich in Bezug auf die Qualität der Mischung, die sie durch sich hindurchtreten lassen, verhalten; es können daher die vasomotorischen Nerven auch auf die Qualität der Secretion einwirken. Was für die Secretion gilt, gilt auch für die Ernährung der Gewebe; Grad und Qualität des Stoffwechsels zwischen Geweben und Blut wird in gleichem Sinne von dem Erregungsgrade der Gefässnerven abhängen. Es spielen aber in demselben mittelbaren Sinne auch die übrigen motorischen Fasern des Ganglien-nervensystems ohnstreitig eine Rolle bei dem Stoffwechsel, die Muskeln der Lymph- und Chylusgefässe, der Drüsengänge, der submukösen Gewebe, und endlich des Darmrohrs, sind dabei in einer Weise, die kaum einer speciellen Erörterung bedarf, thätig. Allein es ist sicher zu weit gegangen, wenn man allen Einfluss des Sympathicus auf diese seine motorische Thätigkeit reduciren will. Wir brauchen uns nur beispielsweise auf die bereits gegebenen Erörterungen über die Beihülfe der Nerven zur Speichelsecretion, über die Thätigkeit der Nerven bei der Aufsaugung der Lymphe u. s. w. zu berufen, um klar zu machen, dass die Nerven noch auf eine andere directere Weise Einfluss auf die vegetativen Processe ausüben. Es lässt sich die secretionserregende Thätigkeit der Speichelnerven nicht aus einer einfach motorischen Wirkung auf die Drüsenmuskeln oder Gefässmuskeln erklären; von welcher Art aber die Thätigkeit, konnten wir nicht erläutern, nur vermuthungsweise haben wir wiederholt auf die Möglichkeit eines mannigfaltigen Nachaussenwirkens der elektromotorischen Kräfte der Nervenfaser hingedeutet. So gut eben diese Kräfte wohl unzweifelhaft die Factoren der Muskelcontraction sind, ebenso nahe liegt die Annahme, dass chemische und physikalische Wirkungen derselben wesentliche Bedingungen der physikalisch-chemischen Vorgänge des Stoffwechsels bilden.

Mit directen Reizungsversuchen ist begreiflicher Weise über diesen Theil der Sympathicusfunctionen nicht viel ermittelt worden, wenn wir

von den glänzenden, aber doch auch nicht erschöpfenden Ergebnissen absehen, die an einzelnen Secretionsnerven gewonnen wurden. Der ergiebigere Versuchsweg ist der, dass man die Störungen, welche auf Durchschneidung sympathischer Nerven oder Ausrottung gewisser Ganglien eintreten, beobachtet, und hieraus einen Schluss auf die Thätigkeitsweise der ausser Wirksamkeit gesetzten Nervenapparate macht. Freilich liegen diese Schlüsse keineswegs immer so nahe und unverfehlbar da, wie bei dem gleichen auf die motorischen und sensibeln Spinalfasern angewendeten Verfahren. Abgesehen von der Unsicherheit, welche nothwendig alle Versuche, in denen zugleich cerebrospinale und sympathische Fasern durchschnitten sind, trifft, ist auch bei ausschliesslicher Durchschneidung sympathischer Theile erstens die Art der Störung oft nur schwierig genau zu constatiren, zweitens aber selbst eine constante auffällige Störung schwer in den richtigen, scharf erweisbaren Causalnexus mit der Verletzung zu setzen. Beispiele hierfür werden sogleich zur Sprache kommen; bei den allerwenigsten bis jetzt auf diesem Wege zu Tage geförderten Hypothesen ist hinreichende Garantie für die Richtigkeit vorhanden.

Bereits vor sehr langer Zeit haben verschiedene Beobachter [17] auf Durchschneidung des Sympathicus am Halse Entartungen des Augapfels und seiner Anhangstheile, Verschwärung der Bindehaut, Trübung und Vereiterung der Hornhaut, Entfärbung der Iris, Schwund des Bulbus wahrgenommen; neuere Beobachter, wie Brown-Séquard, haben diese Thatsachen bestätigt. Bei dem Versuche, sie zu deuten, haben wir zu berücksichtigen, dass derselbe Erfolg auch nach Durchschneidung des Trigeminus, besonders unterhalb des Gasser'schen Knotens, sich zeigt, es ist aber nicht zu entscheiden, ob und wie weit bei beiden Nerven jene Ernährungsstörungen von der Lähmung vasomotorischer Nerven abhängen, ob sie dem Wegfall eines anderen directeren Nerveneinflusses zuzuschreiben sind. Dasselbe gilt von den Beobachtungen entzündlicher Exsudate im Herzbeutel, der Pleura, dem Peritonäum nach Exstirpation einzelner Ganglien des Gränzstranges. Ebenso unbestimmt und zweideutig sind die Beobachtungen, welche man über den Einfluss der Sympathicusdurchschneidung auf die Lungen und den Respirationsprocess gemacht hat. [18] Zu den interessantesten Beobachtungen gehören die von Joh. Mueller und Peipers, [19] welche nach Exstirpation des *plexus renalis* Blutharnen eintreten sahen; auch dieses rührt indessen möglicher Weise nur von einer Lähmung der Gefässnerven her. Die grösste Mühe, die Natur der auf Durchschneidung sympathischer Fasern eintretenden Ernährungsstörungen und zugleich die Centralheerde, von welchen die gesuchten Ernährungseinflüsse ausgehen, zu eruiren, hat sich neuerdings Axmann [20] gegeben. Er kam zu der Ueberzeugung, dass die Spinalganglien die Ernährungscentra sind, während er den eigentlich sympathischen Ganglien nur die Beherrschung der „vitalen Contractilität" zuschreibt, sie also, deutlicher ausgedrückt, als motorische Centra betrachtet. Die Unterlagen für diese Behauptung liegen in folgenden Versuchen. Durchschnitt er bei Fröschen die Wurzeln einer zusammen-

gehörigen Gruppe von Spinalnerven einer Extremität oberhalb der Spinalganglien, so sah er in dem zugehörigen Bezirk der Peripherie keinerlei Ernährungsstörungen eintreten; ebensowenig nach Exstirpation der ganzen *medulla spinalis*, oder des Gehirns oder beider. Die Thiere lebten Monate lang fort, absichtlich gemachte Wunden heilten so schnell, wie bei unversehrten, zerbrochene Knochen bildeten wie im Normalzustand Callus, die Secretionen der Leber und Nieren zeigten keine merklichen Alterationen. Wir kommen auf die Folgen der Rückenmarksexstirpation sogleich zurück. Hatte Axmann die Wurzeln einer Parthie Spinalnerven durchschnitten, so zeigten sich nach einiger Zeit Ernährungsstörungen in dem zugehörigen Rückenmarksabschnitt, Entzündung oder Erweichung, welche er von der Durchschneidung derjenigen Fasern ableitet, die nach seiner Ansicht von unipolaren Zellen der Spinalganglien centripetal zum Rückenmark verlaufen (s. das Schema pag. 1035), und dessen Ernährung vorstehen sollen. Ganz andere Erscheinungen zeigten sich in der Peripherie, wenn Axmann die Spinalnerven unterhalb der Spinalganglien zwischen diesen und dem Zutritt des *ramus communicans* durchschnitt. Bereits wenige Stunden nach der Operation wurden die Thiere auffallend blass, die Ursache davon fand Axmann in einer Zerstörung der Ausläufer der bei Fröschen überall verbreiteten ästigen Pigmentzellen. Es entstand ferner, trotz unbehinderten Fortganges der Circulation, allgemeiner Hydrops, das hydropische Exsudat enthielt Harnsäure. Bei der Section fanden sich die Muskeln schlaff und von zahlreichen kleinen Extravasaten durchsetzt, die Schleimhaut des Darmes injicirt, schlaff, erweicht, die Nieren erweicht, die Blase zusammengefallen, leicht zerreisslich, mit wenig blutigschleimigem Inhalt, die Leber ebenfalls voll Extravasate, die Gallenblase mit hellem serösen Exsudat erfüllt. Da diese Ernährungsstörungen bei der Section der Spinalwurzeln nicht eintreten, konnten sie nicht von der Durchschneidung der Spinalfasern herrühren, ebensowenig von den aus den sympathischen Ganglien entsprungenen Fasern, da der Schnitt oberhalb des Zutrittes derselben geführt war, mithin bleibt nichts übrig, als sie auf Rechnung der durchschnittenen peripherischen Fasern der Spinalganglien zu schreiben. Erweisen sich diese Beobachtungen als völlig richtig, so lässt sich gegen den Schluss nichts einwenden; die Erscheinungen gehören in dieselbe Kategorie, wie die Ernährungsstörungen des Auges nach Durchschneidung des Trigeminus unterhalb des Gasser'schen Knotens, welcher als Analogon eines Spinalganglions zu betrachten ist. Vielleicht gehören in dieselbe Klasse zum Theil auch die Folgen der Vagusdurchschneidung am Halse, wo derselbe ausser den cerebralen Fasern zahlreiche aus den Ganglien stammende führt. Es ist aber damit eben nur dargethan, dass ein Ernährungseinfluss von den Spinalganglien ausgeht, aber durchaus nicht ermittelt, worin das Wesen derselben besteht.

Streng genommen hätte das Wesen der Nervenaction bei den Vorgängen des Stoffwechsels genau eruirt sein müssen, bevor man an die Lösung der weiteren Frage, wie weit diese Thätigkeit des Sympathicus selbstständig, wie weit vom Cerebrospinalorgan abhängig sei, hätte geben

dürfen. Es ist indessen hierüber schon lange, bevor die Thätigkeit selbst hinreichend constatirt war, experimentirt und discutirt worden. Man setzte voraus, dass die Ernährung der Mitwirkung des Sympathicus bedarf, und prüfte, ob und in welchem Maasse die Ernährung nach Zerstörung des Rückenmarks oder Gehirns ihren Fortgang nahm. VALENTIN[21] und STILLING[22] kamen auf diesem Wege zu dem Resultat, dass das Rückenmark und Gehirn das Centrum des fraglichen Nerveneinflusses sei, BIDDER[23] dagegen und später AXMANN zu dem entgegengesetzten Resultat, dass in dieser Beziehung der Sympathicus volle Selbstständigkeit besitze. Die Experimente sind ausschliesslich an Fröschen angestellt. Schon der Umstand, dass diese Thiere die Exstirpation des Cerebrospinalcentrums mit Ausnahme des zur Respiration unentbehrlichen verlängerten Markes Monate lang überleben, beweist, dass der Stoffwechsel wenigstens theilweise und eine Zeit lang ohne die Thätigkeit dieses Theiles des Nervensystems bestehen kann. Es fragt sich daher, wie weit dieser fortdauernde Stoffwechsel normal, ob eine wesentliche Alteration oder gänzliche Sistirung des einen oder anderen vegetativen Vorganges eintritt, und den endlichen Stillstand des Lebens herbeiführt. VALENTIN und STILLING sahen sehr beträchtliche Ernährungsstörungen nach der Operation eintreten, die Thiere wurden hydropisch, verloren ihre Haut, es faulten die Extremitäten ab; BIDDER dagegen vermisste diese Erscheinungen theilweise, und wies nach, dass, wo sie eintreten, sie nicht die directe Folge der Operation, der Entfernung des Rückenmarks als Ernährungscentrums sind. Der allgemeine Hydrops tritt nur ein, wenn die gelähmten Thiere fortwährend unter Wasser gehalten werden, zeigt sich unter dieser Bedingung aber auch bei unversehrten Fröschen; das Abfaulen der Extremitäten sah BIDDER niemals eintreten, wenn die nöthigen Cautelen bei der Aufbewahrung beobachtet wurden; die Abschuppung der Oberhaut tritt zwar ein, ist indessen nach BIDDER ebenfalls nicht nothwendig als Folge der Operation in VALENTIN's Sinne zu deuten. BIDDER sah bei den von ihm operirten Thieren alle wesentlichen Vorgänge des Stoffwechsels ohne beträchtliche Störung fortgehen, Herzthätigkeit, Capillarkreislauf, Exsudation und Resorption verhielten sich wie bei unversehrten Thieren. Ebenso zeigte sich keine Störung der Verdauung, die Därme contrahirten sich nicht nur auf Reize, wie bei unverstümmelten Thieren, sondern bewegten auch ihren Inhalt in normaler Weise fort; verschluckte Regenwürmer wurden vollständig verdaut. Die Secretion des Harnes dauerte fort, nur die Entleerung desselben war in Folge eingetretener Lähmung der Blasenmuskeln gestört; der Bauch wurde regelmässig durch die allmälig vom angesammelten Harn stark ausgedehnte Blase aufgetrieben.[24] Die Abhängigkeit der motorischen Blasennerven vom Rückenmark wird auch durch anderweitige Erfahrungen bei Thieren und Menschen dargethan. Mit diesen BIDDER'schen Beobachtungen stimmen die von AXMANN, deren schon oben Erwähnung geschah, vollkommen überein, so dass kaum ein Zweifel dagegen aufkommen kann, dass die Ernährung im Wesentlichen von der Thätigkeit des Rückenmarks und Gehirns unabhängig ist. Dass indessen gewisse

Störungen derselben eintreten, lässt sich schon aus dem früher Gesagten absehen; abgesehen davon, dass die Spinalnerven natürlich vollständig entarten, aber auch die ausser Thätigkeit gesetzten Muskeln, die peripherischen Endapparate der motorischen Nerven atrophisch werden, müssen nach SCHIFF's u. A. Beobachtungen alle diejenigen Störungen eintreten, welche der Wegfall der Thätigkeit der vasomotorischen Nerven bedingt; der Stoffwechsel kann bei der Erweiterung der Gefässe, welche wir als Folge der Rückenmarkszerstörung kennen gelernt haben, nicht völlig normal bleiben. Dass BIDDER diese Circulationsstörungen nicht beobachtete, könnte darauf geschoben werden, dass er nur an Fröschen experimentirte, bei welchen die vasomotorischen Nerven weit unabhängiger vom Cerebrospinalsystem sein könnten, als bei Säugethieren, an denen SCHIFF's Erfahrungen gewonnen sind, wenn nicht PFLUEGER's neueste, gerade an Fröschen gemachten Beobachtungen das Gegentheil bewiesen. Die Arterien der Froschschwimmhaut contrahiren sich, wie ich mich selbst überzeugt habe, auf isolirte Reizung der vorderen Wurzeln bis zum Verschwinden des Lumens.

Die Erörterung über die Rolle des Sympathicus bei den Ernährungsvorgängen liesse sich noch weit ausspinnen, wollten wir aus älterer und neuerer Zeit alles Beobachtungsmaterial und alle theoretischen Versuche darüber zusammentragen. Es ist indessen besser, eine Säuberung dieses Materials durch weitere Forschungen abzuwarten, als eine Menge zweifelhafter und vorläufig unverständlicher Thatsachen aufzuhäufen, für deren Kritik sogar eine genügende Basis erst geschaffen werden muss.

Die specielle Functionslehre des Sympathicus, so weit sie existirt, ist bereits fast gänzlich in die allgemeine eingeflochten worden; es bleiben uns nur einzelne Bruchstücke übrig, wenn wir auch hier von der Mittheilung zweifelhafter oder bereits als irrig erwiesener Angaben absehen.

Einige Bemerkungen noch über die Beziehungen des Sympathicus zur Herzbewegung. Wir erinnern an den oben gelieferten Nachweis, dass das Herz ein selbstständiges sympathisches Zweigcentrum in sich trägt, dessen motorische Thätigkeit durch den erregten Vagus von der *medulla oblongata* aus periodisch unterbrochen wird. Es erhält aber das Herz auch noch von aussen her sympathische Nervenzweige, und zwar vom Halstheil des Gränzstranges; es fragt sich daher, ob diese einen Antheil an der normalen Thätigkeit des Herzens haben, ob und wie weit sie verändernd in dieselbe einzugreifen vermögen, oder ob sie in gar keiner Beziehung zur Bewegung des Herzens stehen, vielleicht Empfindungs- oder Ernährungsnerven desselben sind. Die zur Lösung dieser Frage bestimmten Versuche und demnach auch die Antworten sind verschieden ausgefallen. Die ältere Ansicht von PROCHASKA, LEGALLOIS u. A., dass diese vom Gränzstrang zutretenden Aeste dem Herzen den motorischen Antrieb von den Ganglien des Gränzstranges oder dem Rückenmark her zuleiteten, ist in keiner Weise haltbar, ihre Widerlegung liegt in den schon oben erwähnten Thatsachen. Dagegen ist wahrscheinlich, dass eine in diesen Aesten zum Herzen geleitete Erregung den Herzschlag modificiren kann. Die Angaben der Beobachter über den Erfolg der

directen Reizung des Halstheiles des Gränzstranges lauten abweichend; einzelne wollen keinen Einfluss auf die Herzbewegung beobachtet haben (ED. WEBER, LUDWIG), Andere geben eine Beschleunigung, oder eine neue Hervorrufung derselben nach eingetretenem Stillstand (BURDACH), Andere im Gegentheil sogar eine Verlangsamung als Resultat an (R. WAGNER); ausserdem ist auch hier darüber gestritten worden, ob dieser fragliche Einfluss der sympathischen Zweige in den Gränzstrangganglien oder im Rückenmark und Hirn sein Centrum habe. Die Widersprüche in diesen Angaben lassen sich noch nicht völlig lösen; unmaassgeblich möchte ich so viel behaupten, dass eine bestimmte constante Aenderung der Herzthätigkeit durch Erregung der sympathischen Zweige nicht dargethan ist, die negativen Resultate der sorgfältigsten Versuche von WEBER, LUDWIG, HEIDENHAIN u. A. rechtfertigen diese Behauptung. Dass die Herzbewegung durch ausserhalb des Herzens gelegene Einflüsse beträchtlich modificirt werden kann, dass namentlich solche Aenderungen durch Vorgänge im Cerebrospinalorgan hervorgerufen werden können, wird durch zahlreiche Thatsachen ausser Zweifel gesetzt; die Nervenbahnen und der Modus dieses Einflusses sind dagegen zweifelhaft. Psychische Affecte, wie Angst und Schreck, beschleunigen den Herzschlag, bei Hirn- und Rückenmarkskrankheiten sind Aenderungen der Häufigkeit des Herzschlages vielfach beobachtet. Alle diese Thatsachen lassen eine doppelte Deutung zu; es kann eine Beschleunigung des Herzschlages ebensowohl durch eine vom Cerebrospinalorgan mittelbar durch den Sympathicus geleitete Erregung, welche die Thätigkeit der motorischen Herzganglien (reflectorisch) erhöht, als auch durch eine herabgesetzte Thätigkeit der Vagi bedingt sein; welche Deutung im gegebenen Falle die richtige, ist aus dem vorliegenden Material nicht sicher zu entscheiden. R. WAGNER schliesst zwar aus seinen Versuchen, in welchen die Alteration des Herzschlages durch Schreck nach Durchschneidung der Vagi ausblieb, nach Durchschneidung des Sympathicus aber fortbestand, dass die Vagi die Vermittler zwischen Hirn und Herzen in dieser Beziehung sind; allein es ist damit noch nicht dargethan, dass der Sympathicus in keiner Weise und unter keinen Bedingungen den Herzmuskeln alterirende Einflüsse zuleitet. Es bleibt mithin überhaupt die Frage nach der Function der sympathischen Herzzweige eine offene. Zu ihrer Beantwortung ist vor Allem auch der anatomische Nachweis des Verhaltens dieser vom Gränzstrang oder beziehentlich vom Rückenmark stammenden sympathischen Fasern zu den Nervenzellen der Herzganglien erforderlich.

[1] Vergl. LONGET a. a. O. Bd. II. pag. 484; VOLKMANN, R. WAGNER's *Hdwrtrb.* Bd. II. pag. 600. — [2] Vergl. ebenfalls VOLKMANN a. a. O.; BUDGE, Art.: *Sympathischer Nerv* ebendas. Bd. III. 1, pag. 407. — [3] VOLKMANN, welcher früher das reflectorische Vermögen des Sympathicus in Zweifel gestellt hatte (MUELLER's *Arch.* 1838, pag. 28), giebt dasselbe neuerdings zu, führt aber zu Gunsten desselben einen Versuch an, dessen Beweiskraft sehr fraglich ist. Er zerstörte bei einem Frosch das Rückenmark, legte das Herz frei, und beobachtete eine beträchtliche Vermehrung seiner Schläge (in einem Falle), wenn er den Hinterschenkel des Thieres mit einem Hammerschlag zermalmte. Ob diese Beschleunigung aber wirklich einer reflectorischen Uebertragung von centripetalleitenden sympathischen Fasern auf motorische zum Herzen gehende (deren Existenz noch zweifelhaft ist) zugeschrieben werden darf, ist nicht erwiesen; sie kann

ebenso gut als Folge der sicher auch dem Herzen direct mitgetheilten starken Erschütterung aufgefasst werden. Auch Budge (a. a. O. pag. 433) spricht Bedenken gegen die Volkmann'sche Deutung des Versuches aus. — [4] J. Mueller, *Physiol.* Bd. I. pag. 575. — [5] Haffter und Ludwig, *neue Vers. über den nervus splanchnicus major und minor, Inaug. Diss.*, Zürich 1853, und Henle u. Pfeufer's *Ztschr.* N. F. Bd. IV. pag. 322. — [6] Ed. Pflueger, *de nervorum splanchnicorum functione, Diss. inaug. Berolini* 1855; *über ein Hemmungsnervensystem für die peristalt. Bewegungen der Gedärme*, ber. v. du Bois-Reymond, in den *Monatsber. d. Berl. Akademie*, Juli 1855. Das äusserst difficile Experiment ist Vielen misslungen, so auch mir im Anfang; soeben hatte Herr Dr. Pflueger die Güte, dasselbe mir zu zeigen und mich auf das Vollständigste von der Richtigkeit der Thatsache zu überzeugen. In einem Versuche stellte dieselbe Darmschleife mehr als zwanzig Male hintereinander ihre immer wieder begonnenen Contractionen auf das Prompteste mit dem Beginn des Tetanisirens ein. — [7] Cl. Bernard, *de l'influence du système nerveux grand sympathique sur la chaleur animale, Compt. rend.* 1852, Tome XXXIV. pag. 472; *Gaz. médic. de Paris* 1852, pag. 75 u. 256. — [8] Bernard, *recherch. expérim. sur le grand sympath. etc.* Paris 1854. *Compt. rend.* 1853, Tome XXXVI. pag. 414 u. 632; *Gaz. méd. de Paris* 1853, pag. 71; Budge, *Compt. rend.* Tome XXXVI. pag. 377 u. 575; Waller, ebendas. pag. 378; Budge, *Med. Vereinsztg.* 1853, pag. 149; de Ruyter, *de actione atrop. Belladonnae in iridem, Diss. Traj. ad Rhen.* 1853; Brown-Sequard, *sur les résult. de la section et de la galvan. du nerv. grand sympath.*, *Compt. rend.* 1854, Tome XXXVIII. pag. 72 u. 117; Schiff, *gaz. hebdom.* 1854, pag. 421; *Untersuchungen zur Physiol. des Nervensystems mit Berücksicht. d. Path.* 1. Heft, Frankfurt 1855; van der Becke Callenfels, *Onderzoek. ged. in het phys. Labor. der Utrecht. hoogesch. Jaar VII.* 1854—55, pag. 182; *über den Einfluss der vasomotorischen Nerven auf den Kreislauf und die Temperatur*, Henle u. Pfeufer's *Ztschr.* N. F. Bd. VII. pag. 157. — [9] Zwei besondere interessante Arbeiten hat Schiff den Gefässnerven des Magens und der Knochen gewidmet: *Arch. f. phys. Hlkd.*, Bd. XIII. pag. 30 und *Compt. rend.* 1854, Tome XXXVIII. pag. 1050. Auf indirectem Wege kommt er zu dem Schlusse, dass nicht der Vagus, sondern der Sympathicus dem Magen die Gefässnerven zuleitet, und dass letztere im Gehirn vom Sehhügel entspringend durch die Vorderstränge und Vorderwurzeln des Rückenmarks in die Bahn des Sympathicus übertreten. Die Unterlagen für diesen Schluss sind folgende: Durchschneidung des Vagus bewirkt keine Veränderung in der Magenschleimhaut, Reizung der Unterleibsganglien des Sympathicus keine Magenbewegungen, ersterer enthält demnach keine Gefässnerven, von letzterem entspringen keine Bewegungsnerven für den Magen, wahrscheinlich daher vasomotorische. Ferner beobachtete Schiff nach Verletzung der Sehhügel oder Hirnschenkel Stase und partielle Erweichung der Magenschleimhaut; derselbe Erfolg zeigte sich nach Durchschneidung der Vorderstränge im verlängerten oder im Rückenmark, woraus Schiff den angedeuteten Ursprung und Verlauf der Magengefässnerven erschliesst. Die Ernährungsstörungen, welche in den Knochen nach Durchschneidung der betreffenden Nerven eintreten, leitet Schiff ebenfalls von der Lähmung der vasomotorischen Nerven ab. Durchschnitt Schiff sämmtliche Nerven einer Extremität, so wurde der Knochen bei erwachsenen Thieren atrophisch, bei jungen hypertrophisch, mit verdickter Beinhaut und verknöchernden Exsudaten derselben. Nach Schiff erklärt sich dies so, dass die Nervendurchschneidung Erweiterung der Gefässe und dadurch Hypertrophie bedingt, letztere tritt jedoch nicht ein, oder geht sogar in Atrophie über, wenn der atrophirende Einfluss der Lähmung des Gliedes überwiegt. Durchschnitt Schiff den Unterkiefernerven, so trat schnell Hypertrophie der Maxilla ein, weil die Bewegung derselben nicht aufgehoben war. — [10] Schiff, *ein accessorisches Arterienherz bei Kaninchen, Arch. f. phys. Hlk.* Bd. XIII. pag. 523. — [11] Donders, *Bijdrag. op het gebied der haemodynamica. Versl. en mededeel. van de K. Akad. van Wetensch.* 1855, s. Becke Callenfels a. a. O. pag. 177. — [12] Callenfels schliesst aus seinen Versuchen, dass die vasomotorischen Nerven des Ohres bei Kaninchen auf beiden Seiten in verschiedenen Bahnen laufen, auf der linken ausschliesslich im Sympathicus, auf der rechten grösstentheils im *nervus auricularis*, dessen Einfluss auf die Gefässe schon Schiff erwiesen. — [13] Callenfels behandelt mit grossem Scharfsinn die Theorie der besprochenen Erscheinungen. Er setzt ausser Zweifel, dass die Temperaturerhöhung directe Folge der vermehrten Blutzufuhr in den erweiterten Gefässen, die Erweiterung der Gefässe directe Folge der Lähmung der vasomotorischen Nerven ist, und negirt mit Bestimmtheit jeden directen Einfluss der Nerven auf die Wärmeproduction. Interessant sind noch die Versuche von Callenfels, welche auch einen Einfluss des Sympathicus auf die Hirngefässe darthun. An einem Kaninchen zeigten

die Arterien der blossgelegten *pia mater* deutliche Verengerung auf Reizung des Sympathicus am Halse, die Verengerung ging jedoch augenblicklich in eine enorme Erweiterung über; die Exstirpation des Ganglions übte keinen merklichen Einfluss auf das Lumen der Gefässe aus. — [14] AXMANN a. a. O. — [15] L. MEYER, *über Abhäng. d. Gefässe u. Pigmentzellen beim Frosch vom Nerveneinfluss*, VIRCHOW's *Arch. f. pathol. Anat.* 1854, Bd. VI. pag. 581. — [16] REMAK, *experiment. Nachweis motorischer Wirkungen des nerv. sympath. auf willkührliche Muskeln*, *Deutsche Klinik* 1855, No. 97, pag. 294. — [17] Vergl. LONGET a. a. O. pag. 540. — [18] LONGET, ebendas. pag. 512, hält für wahrscheinlich, dass der Sympathicus der „Blutbereitung" und der Schleimabsonderung in den Lungen vorstehe, ohne jedoch directe Beweise beizubringen. Einer Angabe von DUPUYTREN, dass Pferde, welchen man Vagus und Sympathicus durchschnitten hat, schneller zu Grunde gehen, als solche, denen ersterer allein durchschnitten ist, legt er selbst keine hohe Bedeutung bei. — [19] PEIPERS, *de nervorum in secretiones actione. Berol.* 1834; J. MUELLER, *Phys.* Bd. I. pag. 384. — [20] AXMANN a. a. O. — [21] VALENTIN, *de funct. nervor. cerebral. et nervi sympath.*, *Bernae* 1839. — [22] STILLING, *über contag. Confervenbildung auf lebenden Fröschen etc.*, MUELLER's *Arch.* 1851, pag. 279. — [23] BIDDER, *Erfahrungen über die functionelle Selbstständigkeit des symp. Nervensyst. Briefl. Mitth.* MUELLER's *Arch.* 1844, pag. 359. — [24] BROWN-SEQUARD beobachtete bei Katzen, denen das untere Ende des Rückenmarks vollkommen zerstört war, dass zwar die Urinsecretion fortdauerte, der Harn aber nicht spontan entleert wurde.

DRITTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGEN.

ALLGEMEINES.

§. 263.

Die Lehre von den Bewegungen bildet, jenachdem wir den Begriff Bewegung in engerem oder weiterem Sinne fassen, einen kleineren oder sehr beträchtlichen Theil der Physiologie, ja es geht die gesammte Physiologie in ihr auf, wenn wir das Wort in seiner weitesten Bedeutung nehmen. Die Physiologie ist die Lehre vom Leben; alles Leben und jede Lebenserscheinung besteht in Bewegung, beruht auf Bewegung, sei es auf Bewegung der unmessbar kleinen ponderablen Atome, oder der Imponderabilien, oder auf Ortsveränderung zusammengesetzter Formbestandtheile, Organe und Flüssigkeiten. Es giebt keinen vitalen Process, dessen Wesen nicht in einer Bewegung in diesem Sinne bestände. Die Vorgänge der Ernährung, des Stoffwechsels, beruhen auf fortdauernden Bewegungen der thierischen Materie und der Stoffe der Aussenwelt in mannigfachem Wechsel durch den Organismus hindurch; die wichtigsten Bedingungen der direct nicht wahrnehmbaren Bewegungen der Atome thierischer Materie finden wir in gröberen wahrnehmbaren Bewegungen der Ingesta, der Säfte in ihren Röhren und durch die Wandungen der Röhren in Parenchyme und Drüsenhöhlen; Muskelbewegungen treffen wir allenthalben als Hülfsmittel der Ernährungsvorgänge. Das Wesen der überall eingreifenden, in ihren Effecten so wunderbar vielseitigen Nervenerregung ist eine schlichte Molecularbewegung und deren Ursache wiederum aller Wahrscheinlichkeit nach ein elektromotorischer Vorgang. Kurz, wohin wir den Blick werfen, welches Lebensphänomen wir analysiren, wir stossen immer auf denselben Kern, auf eine Bewegung irgend welcher Art.

Dass wir die Bewegungslehre hier nicht in diesem weitesten Sinne nehmen, versteht sich von selbst; es ergiebt sich im Gegentheil, dass

der Stoff des vorliegenden Kapitels bereits in so vielfachen Beziehungen in früheren Abschnitten zur Erörterung gekommen ist, dass sich unsere Aufgabe auf die Darstellung einzelner weniger Bewegungsarten reducirt. Es bleibt uns übrig, erstens das Phänomen, die Apparate und Bedingungen der Flimmerbewegung zu erläutern, und zweitens die Mechanik einiger bestimmter, durch die bereits erläuterten Muskelcontractionen hervorgebrachter Bewegungen einfacher und complicirter Art, insbesondere die Ortsbewegungen, zu analysiren. Nach hergebrachter Weise handeln auch wir in dem Kapitel von der Bewegung die Lehre von der Stimme und Sprache ab, warum, liegt auf der Hand. Ein feines exactes Muskelspiel ist es, welches die Stimmbänder in den Stand setzt, in tönende Schwingungen von verschiedener genau abgemessener Geschwindigkeit zu gerathen, Muskelcontractionen sind es, welche die Luftsäule gegen die Stimmbänder treiben und dadurch diese in Schwingung versetzen, Bewegungen der Rachen- und Mundgebilde sind es endlich, welche die Bedingungen für die mannigfachen Laute der Sprache herstellen.

ERSTES KAPITEL.

DIE FLIMMERBEWEGUNG.

§. 264.

Die Flimmerorgane.[1] Die Flimmerbewegung besteht in Schwingungen mikroskopisch feiner härchenartiger Fortsätze, welche auf den freien Oberflächen gewisser Epithelialzellen angeheftet sind. Die Träger der schwingenden Härchen oder Flimmercilien oder Wimpern führen den Namen Flimmerzellen, der aus nebeneinander geordneten Zellen der Art bestehende Ueberzug einer freien Oberfläche den Namen Flimmerepithel.

An den bei Weitem meisten Orten seines Vorkommens besteht das Flimmerepithel aus Zellen, welche in ihrer Form, Structur und sonstigem Verhalten vollkommen den Zellen des anderwärts sich vorfindenden Cylinderepithels gleichen; mit anderen Worten: in der Regel ist das Flimmerepithel ein Cylinderepithel, dessen Zellen durch den eigenthümlichen Cilienbesatz sich auszeichnen (Ecker, *Ic. Taf.* XI, *Fig.* 5.). Die allgemeinen Eigenschaften dieser Zellen setzen wir als aus der Gewebelehre bekannt voraus; eine genauere Betrachtung verdient die Basis der einzelnen Cylinder, welche die Cilien trägt, und das hintere spitze Ende derselben. Ueber die Beschaffenheit der freien Basis der cylinderförmigen Zellen überhaupt und an einzelnen bestimmten Stellen herrscht noch nicht vollständige Klarheit, und besonders in Betreff des Darm-

epithels hat sich über diesen Punkt neuerdings eine bedeutungsvolle Discussion erhoben, auf welche wir hier kurz eingehen müssen, weil sie sich meines Erachtens zu dem Bau des Flimmerepithels in Beziehung setzen lässt. Bruecke hatte zunächst für das Darmepithel die wunderbare Behauptung aufgestellt, dass dessen Zellen nach der Darmhöhle zu offene Mündungen besässen, nicht durch eine besondere mit der übrigen Zellenmembran zusammenhängende Basalmembran, sondern nur durch einen aus dem schleimigen Zelleninhalt gebildeten Schleimpfropf geschlossen wären. Das bekannte Vorquellen hyaliner halbkugliger Säume an den Basen, welches auf Wasserzusatz sich zeigt, erklärte Bruecke für bedingt durch das Aufquellen und freie Hervortreten des Zelleninhaltes aus den offenen Mündungen, während man es früher und die Meisten noch jetzt für den Ausdruck der durch endosmotische Wasserimbibition stark nach aussen gespannten Deckelmembranen der Zellen halten. Die Mehrzahl der Physiologen hat sich gegen Bruecke erklärt; ich selbst glaube durch eine Reihe von Versuchen den directen Beweis geliefert zu haben, dass die Zellen des Darmepithels durch eine Membran gegen die Darmhöhle abgesperrt sind.[2] Diese Deckelmembran zeigt jedoch einige wichtige Eigenthümlichkeiten, welche früher nur theilweise beobachtet waren. Betrachtet man einen Cylinder des Darmes im Profil, so sieht man seine Basis regelmässig begränzt durch einen mehr weniger breiten, vollkommen hyalinen, parallelrandigen Saum. Dieser Saum scheint mir durchaus nicht, wie früher meist angenommen wurde, das erste Stadium der auf Wasserzusatz allmälig am vorderen Ende sich erhebenden Blasen zu bilden, da er nicht selbst zur Blase aufgetrieben wird, sondern unverändert bleibt, während die Blase vor seiner äusseren Contour zum Vorschein kommt (*I*). Es scheint mir aber auch dieser Saum *a* nicht die Profilansicht eines Zellendeckels von entsprechender gleichmässiger Dicke darzustellen, sondern wahrscheinlich nur von einem ringförmigen, auf dem Rande der Deckelmembran aufsitzenden hyalinen Wulst herzurühren; so dass aus der Oeffnung dieses Ringes die dünne durch Wassereinsaugung nach aussen gespannte eigentliche Deckelmembran *b* sich hervordrängt. Es scheint mir dies aus eben diesem Hervortreten der Blase bei unverändertem Bestehen des parallel contourirten Saumes, aber auch aus den Flächenansichten, welche die Zellenbasen gewähren, und einer sogleich zu beschreibenden neuentdeckten Structur des Saumes hervorzugeben. Betrachtet man die Basis der Zelle von oben, so unterscheidet man meist zwei parallele, runde oder polygonale Contouren derselben (II). Die innere derselben, welche man früher theils für die Contour eines Loches in der Basis, theils für die Contour des in der Tiefe liegenden Zellen-



kernes gehalten hat, scheint mir die innere Contour des ringförmigen Randwulstes zu sein. Die Contour des Kernes und der Basis kann man bei so starken Vergrösserungen, wie sie die Unterscheidung solcher Subtilitäten erfordert, überhaupt nie bei gleicher Einstellung deutlich sehen; bringt man die Kerncontour in den Focus, so werden die Randcontouren des Deckels undeutlich. Dieser hyaline Saum oder Randwulst zeigt nun, wie gleichzeitig von Koelliker[3] und mir[4] beobachtet worden ist, fast regelmässig eine feine, senkrecht gegen die Zellenbasis gerichtete parallele Streifung (III), welche auf den ersten Anblick täuschend das Ansehen eines Besatzes von ruhenden Flimmercilien giebt; dieses Ansehen wird noch täuschender, wenn der Saum in den Streifen sich spaltet, was bei Anwendung von Druck sehr leicht geschieht (IV); es erscheint dann die Zelle an ihrer Oberfläche mit einzelnen hyalinen Härchen besetzt, genau so wie eine ruhende Flimmerepithelzelle. Betrachtet man die Zellenbasen von der Fläche aus, so sieht man die dunklen Längsstreifen in der Verkürzung als dunkle Punkte, und diese, wie ich mich überzeugt zu haben glaube, fast immer um den Rand der Basis herum innerhalb der erwähnten doppelten Contouren, nicht aber, wie Koelliker angiebt und abbildet, innerhalb des mittleren freien Raumes befindlich, so dass also auch hierdurch meine Ansicht, dass der Saum nur von einem Randwulst herrührt, unterstützt wird (V). Ueber Natur und Bedeutung dieser mikroskopischen Zeichnung der Zellensäume ist etwas Gewisses überhaupt noch nicht auszusagen, und hier nicht der Ort zur weitläufigen Erörterung von Möglichkeiten. Koelliker hält die Streifen für Porenkanäle, welche durch die dicke Deckelmembran der Darmepithelzellen hindurchgehen; so plausibel diese Hypothese erscheinen mag, so wage ich doch nicht, mich derselben anzuschliessen, da ich den gestreiften Saum eben nur als Randwulst betrachte. Sicher ist, dass die hyaline Substanz jenes Saumes oder Wulstes in den dunklen Streifen leicht spaltbar ist, und dieser Umstand legt die Vermuthung nahe, dass die beschriebene Beschaffenheit des Darmepithels in nächstem histiogenetischen Zusammenhang mit der des Flimmerepithels anderer Schleimhäute, seröser Häute etc. steht. Bei den Cylinderzellen des Flimmerepithels zeigt sich nämlich an der Stelle des gleichförmig hyalinen oder gestreiften Saumes ein Kranz feiner Härchen mit freien spitzen oder kolbigen Enden und fest auf dem Zellendeckel, und zwar wohl meist dem Rand desselben, aufsitzenden Wurzeln, so dass wir uns leicht den Cilienkranz durch Spaltung jenes hyalinen Wulstes entstanden denken können. Es ist dies, wir wiederholen es, nur eine Vermuthung, an sicheren directen Beobachtungen über die Entstehung der Härchen zur Bestätigung oder Widerlegung derselben fehlt es bis jetzt noch. Koelliker giebt an, dass die Cilien in der Regel über die ganze Endfläche des Cylinders verbreitet, eine dicht an der anderen ständen; Valentin dagegen, dass sie nur an der Peripherie zu einem Randkranz geordnet ständen. Letztere Ansicht scheint mir die richtigere: bei Betrachtung des Flimmerepithels aus den Respirationswegen von der Fläche habe ich stets das Centrum des Zellendeckels frei gesehen, am Rande aber bei

starken Vergrösserungen eben solche Punktreihen wahrgenommen, wie sie Figur V darstellt.[5]

Zahl, Grösse und Form der Cilien ist ziemlich verschieden. VALENTIN giebt die Zahl derselben auf den gewöhnlichen Cylinderzellen beim Menschen zu 10—22, bei Kaninchen zu mehr als 30 an. Bei einigen Thieren und an bestimmten Stellen ist jedoch die Zahl der einer Zelle angehörigen Cilien weit beschränkter, ja es giebt Epithelien, bei denen jede Zelle nur je ein langes peitschenartiges Flimmerhaar auf ihrer Basis trägt; ECKER bildet derartige Zellen aus dem Gehörorgan von Petromyzon Planeri (*Ic. Taf.* XI, *Fig.* 1 und 2) ab; HENLE beschrieb früher einhaarige Flimmerzellen bei Muscheln. Das einfache Flimmerhaar stellt alsdann einen Auswuchs der Zelle dar, von welchem noch nicht entschieden ist, ob er hohl oder solid ist. Speciellere Angaben über Grösse und Gestalt der Cilien an den mannigfachen Stellen ihres Vorkommens sind den Lehrbüchern der Histiologie zu entnehmen. Bei dem menschlichen Cylinderflimmerepithel sitzen die kleinen zarten Härchen mit etwas breiterer Basis auf dem Zellenrand auf und laufen an ihrem freien Ende in eine feine Spitze aus.

Das hintere Ende der cylindrischen Flimmerzellen erscheint zwar an isolirten Zellen sehr häufig, wie in obigen Abbildungen, abgerundet, oder scharf zugespitzt, oder auch wie quer abgeschnitten; schon früher ist indessen von mehreren Beobachtern (besonders VALENTIN) wahrgenommen worden, dass bei vielen Zellen dieses Ende sich zu einem mehr weniger langen, dünnen Faden zu verlängern scheint. Während auf diesen Umstand früher wenig Gewicht gelegt wurde, hat derselbe durch eine neuere Beobachtung von ECKHARD und ECKER,[6] der schon beiläufig Erwähnung geschah, grosses Interesse erlangt. Beide Forscher fanden bei Untersuchung des Epithels der Riechschleimhaut die hinteren Enden der Epithelialzellen daselbst constant in lange zarte Fäden ausgezogen, welche in die Tiefe der Schleimhaut dringen, daselbst andere in ihren Verlauf eingeschobene Zellengebilde durchsetzen, und endlich wahrscheinlich direct in die Fäden des Geruchsnerven übergehen, so dass die Epithelzellen selbst als peripherische Endapparate dieses Nerven zu betrachten sind. Bestätigt sich diese interessante Beobachtung, so drängt sie zu einer genauen Verfolgung der auch anderwärts an Flimmerepithelzellen wahrgenommenen fadenförmigen hinteren Ausläufer, welche vielleicht allenthalben vorhanden sind, und nur in Folge ihrer Zartheit und Zerreisslichkeit so häufig der Beobachtung entgehen. Ist auch *a priori* nicht wahrscheinlich, dass solche Ausläufer überall, z. B. auch in der Schleimhaut der Bronchien oder des Uterus, die Flimmerzellen mit Nervenröhren verbinden, so ist doch auch die Möglichkeit eines gleichen oder analogen Verhaltens nicht zu bestreiten. An manchen Stellen ist das Flimmerepithel ein geschichtetes, d. h. unter der oberflächlichsten eigentlichen Epithelschicht, welche aus regelmässig angeordneten Flimmercylindern besteht, findet man noch eine oder mehrere Lagen rundlicher oder polygonaler Zellen. In der Regel betrachtet man dieselben als jüngere Generation, als unentwickelte neugebildete Zellen,

bestimmt zum Ersatz der durch Abstossung zu Grunde gehenden. Diese Deutung liegt nahe, obwohl directe Beobachtungen über die Ausbildung der fraglichen Zellen zu Flimmerzellen fehlen; sie liegt nahe, erstens, weil ein Ersatz für die erwiesenermaassen reichlich sich abstossenden Epithelzellen stattfinden muss, zweitens, weil wir für andere Epithelialgebilde, wie die äussere Haut, eine solche Bildungsschicht im sogenannten *rete Malpighi* kennen. Allein nach den Beobachtungen von ECKHARD und ECKER an der Riechschleimhaut bedarf es einer Prüfung, ob nicht ein Theil dieser Zellen regelmässig auf gleiche Weise wie in der Riechschleimhaut in den Verlauf jener hinteren Zellenfäden eingeschoben ist. Es spricht hierfür die Thatsache, dass man gar nicht selten, z. B. in der Luftröhre, mit den hinteren Enden der Flimmercylinder kleine runde Zellen wirklich in Zusammenhang gesehen hat. Ob diese Zellen bestimmt sind, ihre Vordermänner zu ersetzen, oder ob sie eine besondere Function in Verbindung mit denselben haben, ist jetzt noch nicht zu entscheiden.

Die Anordnung der Flimmerzellen zum Epithel ist genau dieselbe, wie beim Cylinderepithel. Die Cylinder stehen dicht aneinander gedrängt, pallisadenförmig, mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht auf der Fläche, welche sie bedecken, und zwar so, dass trotz der verschiedenen Länge der einzelnen Zellen, ihre Basalflächen auf gleicher Höhe liegen, wie sich am besten auf Profilansichten zeigt. Auf diese Weise bilden die eng aneinander gedrängten, meist durch gegenseitige Abplattung polygonal gewordenen Basalflächen mit ihren Wimperkränzen eine continuirliche flimmernde Fläche.

Von einer Beschreibung der abweichenden Formen des Flimmerepithels, sowie von einer detaillirten Aufzählung der Stellen und Organe, an welchen bei Menschen und Thieren aller Klassen dasselbe sich findet, sehen wir gänzlich ab. Letztere ist darum für uns von geringerem Interesse, weil die physiologische Bestimmung des Flimmerepithels an den meisten Orten seines Vorkommens durchaus unklar ist. An welchen Theilen dasselbe im menschlichen Organismus vorkommt, ist aus der Anatomie bekannt.

[1] Die umfassendste Darstellung der Flimmerorgane und Flimmerbewegung ist VALENTIN's Art. *Flimmerbewegung* in R. WAGNER's *Hdwrtrbch. d. Phys.* Bd. I. pag. 484; es enthält derselbe zugleich eine vollständige Geschichte dieses Phänomens, und eine umfassende Zusammenstellung aller bekannten Stellen, an welchen sich Flimmerorgane bei Menschen und Thieren aller Klassen vorfinden; neuere Untersuchungen haben einige Zusätze zu diesem Register geliefert. Die erste gründliche umfassende Untersuchung über Flimmerbewegung rührt von VALENTIN und PURKINJE her: *de phaenom. generali et fundamentali motus vibratorii etc. Vratislaviae* 1835. — [2] FUNKE, *Beitr. zur Physiol. d. Verdauung* II. *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VII. pag. 315. Der Gang meines Beweises für das Geschlossensein der Darmepithelzellen (ein Nachtrag zu pag. 236) ist kurz folgender: BRUECKE lässt die feinen Fetttröpfchen, in welche das Fett bei der Resorption im Dünndarm vertheilt wird, einfach durch die vermeintlichen Oeffnungen der Zellen in diese hinein und aus diesen in das Darmzottenparenchym schlüpfen, und hält diesen Weg auch für andere feine feste Partikelchen des Darminhalts offen. Wäre dies richtig, so müssten nothwendig Fettpartikelchen aller Art, gleichviel, ob sie fest oder flüssig sind, bei einer gewissen Kleinheit aus dem Darminhalt in die Zellen eindringen. Ich habe dagegen bewiesen, dass nur Fette, welche bei der Temperatur des Körpers flüssig sind, in die Zellen übergehen, nicht aber z. B. Wachs oder Stearin, auch wenn sie in

feinster Emulsion der Schleimhaut dargeboten werden. Hieraus glaube ich mit Sicherheit schliessen zu dürfen, dass zwischen Zelleninhalt und Darmrohr eine Membran vorhanden ist, welche nur gelöste oder flüssige Stoffe auf endosmotischem Wege durch sich hindurchlässt. — [3] KOELLIKER, *Nachweis eines besonderen Baues der Cylinderzellen des Dünndarms etc. Verh. der Würzb. Ges.* Bd. VI. 1855. — [4] FUNKE a. a. O. — [5] LEYDIG (*Kleinere Mitth. zur thier. Gewebelehre*, MUELLER's *Arch.* 1854, pag. 302) hat an dem Sipho des *Lithodomus lithophagus* eine eigenthümliche Beobachtung gemacht, welche ein ganz neues Licht auf die Structur des Flimmerepithels zu werfen scheint. Er sah daselbst die miteinander verbundenen hyalinen Zellenbasen mit ihren Wimperkränzen sich auf Zusatz von Kalilauge als eine continuirliche glashelle Haut, welche die Flimmerhärchen trug, in grosser Ausdehnung abheben. Hiernach scheint es, als ob die Zellendeckel mit den Wimpern eine gewisse Selbstständigkeit besässen, und zu einer selbstständigen Cuticula untereinander verwachsen könnten. — [6] ECKHARD, *Beiträge zur Anat. u. Phys.* 1. Heft 1855, pag. 79; ECKER, *über das Epithel. der Riechschleimhaut etc., Ber. d. Verh. der Freib. naturf. Ges.* 1855, No. 12, pag. 199, und *Ic. Taf.* XVIII.

§. 265.

Die Flimmerbewegung. Betrachtet man eine mit Flimmerepithel besetzte Fläche unmittelbar nach ihrer Entfernung aus dem lebenden Organismus, so gewahrt man insbesondere an den Rändern eine Bewegung, für welche der Ausdruck „Flimmern" die beste Bezeichnung ist. Die Bewegung pflegt im Anfang so rasch zu sein, dass man eben nur diesen allgemeinen Eindruck erhält, ohne im Stande zu sein, die Details der Bewegung, die sich bewegenden Theilchen selbst deutlich aufzufassen. Erst wenn nach einiger Zeit die Bewegung zu erlahmen beginnt, am leichtesten an einzelnen isolirten Zellen, überzeugt man sich, dass das Phänomen bedingt ist durch rasche, in regelmässigem Rhythmus sich wiederholende Bewegungen der Cilien, ähnlich, wie die wogende Bewegung eines Getreidefeldes im Winde auf den Beugungen der einzelnen Halme beruht. Die Bewegung der einzelnen Cilien hat nicht überall und nicht immer den gleichen Modus; VALENTIN unterscheidet ganz passend folgende vier Schwingungsarten derselben: 1) die hakenförmige Bewegung, bei welcher jedes Härchen nach Art eines Fingers sich abwechselnd nach einer bestimmten Seite hakenförmig krümmt und wieder gerade streckt; 2) die trichterförmige Bewegung, bei welcher die Cilie fortwährend einen Conus umschreibt, dessen Spitze die festgewachsene Wurzel des Härchens bildet; 3) die pendelartige Bewegung, bei welcher das Härchen pendelartig um seine Basis als festen Punkt hin und her schwingt; 4) die wellenförmige oder peitschenförmige Bewegung, bei welcher sich jedes Haar wellenförmig schlängelt. Die häufigste aller Bewegungsarten ist die erste, die hakenförmige; zuweilen sieht man dieselbe allmälig in die beiden letztgenannten Modi übergehen, wenn des Flimmern unter dem Mikroskop allmälig abstirbt. Welche Momente den Modus der Bewegung bestimmen, ist nicht ermittelt: höchst wahrscheinlich ist die Form und Länge der Flimmerhaare von wesentlichem Einfluss, ein bestimmter Einfluss äusserer Momente ist nicht nachgewiesen. Die Geschwindigkeit der Cilienschwingungen ist eine sehr wechselnde, nicht genau bestimmbare; im Normalzustande,

d. h. an solchen Präparaten, bei welchen wir das Phänomen noch in seinem natürlichen Gange glauben dürfen, folgen sich, wie erwähnt, die Einzelbewegungen so rasch, dass sie nicht aufgefasst und daher nicht gezählt werden können. Allmälig verlangsamen sich die Bewegungen unter dem Mikroskop mehr und mehr, bis zum völligen Stillstand, der je nach verschiedenen Umständen kürzere oder längere Zeit nach der Entfernung des Präparates aus dem lebendigen Organismus eintritt. Vor dem völligen Stillstand sieht man noch einzelne unvollständige, träge, durch lange Pausen getrennte Schwingungen erfolgen. Bei diesem Verhalten lässt sich den Angaben einzelner Autoren, wie der von Krause, dass die einzelnen Flimmerhaare 190—320 Mal in der Minute schwingen, kein hoher Werth beilegen.

Je nach der verschiedenen räumlichen und zeitlichen Combination der Schwingungen der einzelnen Härchen entsteht nun ein verschiedener optischer Totaleffect, welcher natürlich auch mit dem Modus der Schwingungen sich ändert. Es sind hauptsächlich zwei Fälle zu unterscheiden: entweder befinden sich alle Härchen aller Zellen einer grösseren Fläche gleichzeitig in gleichen Phasen der Schwingungen oder die Schwingungen sind nicht synchronisch; in letzterem Falle kann wiederum entweder eine gewisse Gesetzmässigkeit und Regelmässigkeit in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Einzelschwingungen sich zeigen, so dass z. B. eine bestimmte Phase, Beugung oder Streckung, successive wie eine Welle die in bestimmter Richtung nebeneinanderstehenden Flimmerhärchen ergreift, oder es findet gar keine bestimmte Ordnung statt. Der Gesammteindruck des Phänomens unter diesen verschiedenen Bedingungen ist schwer zu beschreiben, da eben nicht die combinirten Bewegungen selbst, sondern nur der durch dieselben bedingte Wechsel von Licht und Schatten, und bei Profilansichten Veränderungen der Gränzlinien zur Wahrnehmung kommen. Bei synchronischer Beugung und Streckung aller Cilien zeigt sich eine regelmässig alternirende Hebung und Senkung des Profilsaumes, und eine regelmässige Alternation zwischen Licht und Schatten. Bei successivem Fortschreiten einer bestimmten Phase nach einer Richtung zeigt die Gränzlinie eine in entsprechender Richtung fortschreitende Wellenbewegung, und ebenso schiessen wellenförmige Lichter über die flimmernde Fläche hin; der optische Effect ist derselbe, wie bei einem im Winde wogenden Getreidefeld. Bei ordnungsloser Thätigkeit der Einzelzellen nimmt man ein regelloses Flimmern oder Rieseln von Lichtpunkten wahr. Valentin hat sich bemüht, den verschiedenen Habitus des Phänomens unter verschiedenen Verhältnissen genauer zu beschreiben und durch bildliche Vergleiche zu verdeutlichen.

Die Flimmerbewegung kommt ausser durch die eben beschriebenen directen Erscheinungen auch noch durch gewisse von ihr hervorgebrachte Effecte zur Wahrnehmung, und zwar durch zweierlei Arten secundärer Bewegungen, welche die combinirte Thätigkeit der schwingenden Cilien zu Stande bringt. Legt man ein Stückchen einer mit Flimmerepithel besetzten Schleimhaut unter das Mikroskop und richtet sein Augenmerk auf den freien Rand des Präparates mit der angränzenden

Flüssigkeit, so bemerkt man, dass allerhand kleine Formbestandtheile, z. B. Blutkörperchen, Pigmentkörnchen, in der Nähe des Flimmersaumes sich in lebhaftester Bewegung befinden, sich demselben nähern und längs seines Randes grosse Strecken weit hingerissen oder auch von dem Rande lebhaft weggeschleudert werden, um sich ihm auf's Neue zu nähern u. s. f. Setzt man zu einem solchen Präparat feines Kohlenpulver, so entsteht ein ausserordentlich lebhaftes Wimmeln der kleinen Partikelchen. Die Erklärung dieser Phänomene liegt auf der Hand. Indem die Flimmerhaare bei rascher Aufeinanderfolge die umgebende Flüssigkeit mit einer gewissen Kraft und in bestimmter Richtung schlagen, erzeugen sie in derselben Strömchen, von welchen die in ihr suspendirten Formelemente mit fortgerissen werden. Die Bewegungen der Härchen bringen aber unter Umständen einen anderen Effect, eine Bewegung des mit Flimmerepithel besetzten Gebildes selbst hervor, indem sie wie Ruder wirken; Bedingung hierzu ist eine gewisse Kraft der Schwingungen und hinreichende Kleinheit und Freibeweglichkeit des Objectes. Fast in jedem Präparat findet man zufällig abgetrennte einzelne Flimmercylinder oder kleinere Parthien derselben, welche je nach der Kraft der Cilienschwingungen, je nach dem Modus derselben, entweder im Sehfeld in bestimmter Richtung sich fortbewegen, oder um ihre Achse rotiren, oder nur hin- und herschwingen. Ja wir finden regelmässige Ortsbewegungen flimmernder Körper häufig als normalen physiologischen Effect, oder, wenn wir so sagen wollen, als Zweck der Flimmerbewegung. Wir erinnern an die wunderbaren Schwärmsporen der Algen, welche durch ihren Wimperkranz in jene raschen, durch ihren Namen angedeuteten Bewegungen versetzt werden; wir weisen auf die später noch zur Sprache kommenden vielfachen Beispiele der Rotation des Dotters oder der Embryonen vieler Thiere im Eie hin, welche ebenfalls überall durch Flimmerbewegung zu Stande gebracht wird. Nach Bischoff soll selbst die nackte Dotterkugel des Säugethiereies durch Wimperhaare in rotirende Bewegung versetzt werden. Endlich ist zu erwähnen, dass ganze Thiere der niedrigsten Klassen durch die Thätigkeit eines Flimmerepithels ihrer Körperoberfläche in lebhafte Locomotion versetzt werden.

Um eine genügende Antwort auf die schwierige Frage nach dem Wesen und der Entstehung der Flimmerbewegung zu finden, ist es vor Allem erforderlich, die Bedingungen, unter welchen sie sich zeigt, die Momente, welche einen begünstigenden oder störenden Einfluss auf dieselbe ausüben, zu studiren. Die wesentlichen Bedingungen für die Activität der Flimmerzelle liegen ohnstreitig in ihr selbst, vielleicht zum Theil in der Flüssigkeit, welche sie umgiebt, nicht aber in einem Wechselverhältniss der Flimmerzelle mit anderen Gewebselementen (Nerven). Der Beweis für diesen Satz wird durch die Thatsache geliefert, dass die isolirte Flimmerzelle, sobald sie sich in einem indifferenten Medium befindet, in derselben Weise zu arbeiten fortfährt, wie in ihrer ursprünglichen Verbindung mit den Nachbarzellen und den unterliegenden Geweben, so lange sie selbst unversehrt ist. Die Bewegung erhält sich an der vom Körper entfernten Zelle allerdings nur

eine gewisse Zeit lang, erlahmt allmälig und erlischt endlich auch unter den günstigsten Verhältnissen vollständig, allein dies beruht nicht auf einer besonderen Abhängigkeit von gewissen anderen Apparaten, sondern auf der alle thierischen Gebilde umfassenden Abhängigkeit von der Ernährung. Kein thierisches Gewebselement, keine Zelle, kann, sobald sie gänzlich aus dem Bereiche des Stoffwechsels, an dem sie Theil nimmt, und zu dem sie selbst beiträgt, entfernt ist, in voller Integrität mit ungestörter Erhaltung ihrer vitalen Eigenschaften fortbestehen. Nerv und Muskel, Blutzelle und Epithelzelle gehen zu Grunde, und verlieren meist noch früher, bevor sie in die Augen fallende Form- und Mischungsveränderungen erleiden, ihre specifischen physiologischen Eigenschaften und Fähigkeiten. Wie die isolirte Nervenröhre unfehlbar ihren Nervenstrom, das Merkmal ihrer Leistungsfähigkeit, verliert, und die sichtliche Veränderung ihrer Zusammensetzung, die wir als „Gerinnung“ beschrieben haben, uns lehrt, dass Verlust der normalen Form und Mischung mit dem Untergang der Lebenseigenschaften Hand in Hand geht, einer den anderen bedingend, ebenso und aus denselben Gründen verliert die Flimmerzelle die Fähigkeit, ihre Cilien in rhythmische Schwingungen zu versetzen, wenn auch hier keine sinnlich wahrnehmbare Veränderung als Signal der chemischen und physikalischen Alteration sich zeigt. Die Zelle kann für sich nicht mehr vegetiren, nicht mehr durch fortwährenden Stoffwechsel sich in der specifischen Zusammensetzung erhalten, welche für jene wunderbare Lebenserscheinung *conditio sine qua non* ist. Während es demnach keinem Zweifel unterliegen kann, dass auch die Flimmerzelle diesem Grundgesetz der allgemeinen Physiologie unterthan ist, könnten doch gewisse Umstände zu der Muthmaassung führen, dass die Thätigkeit derselben trotz ihrer zeitweiligen Fortdauer an der isolirten Zelle in gewisser Weise durch eine Nervenaction bedingt sei. Es ist vor Allem der von Eckhard und Ecker wahrscheinlich gemachte anatomische Zusammenhang der Flimmerzellen und Nervenröhren in der Riechschleimhaut, welcher eine solche Vermuthung veranlassen könnte. Allein selbst wenn sich diese Beobachtung vollkommen bewahrheiten und sich sogar herausstellen sollte, dass überall die Flimmerzellen durch ihre hinteren fadenförmigen Ausläufer mit Nervenröhren zusammenhängen, dürfte diese Thatsache schwerlich die Annahme rechtfertigen, dass zwischen Flimmerzelle und Nerv, Flimmerbewegung und Nerventhätigkeit ein analoges directes und unbedingtes Abhängigkeitsverhältniss existire, wie zwischen Muskel und Nerv, Muskelcontraction und Nervenerregung. Für den Zusammenhang von Flimmerzellen und Nerven in der Riechschleimhaut liegt eine ganz andere, gewissermaassen entgegengesetzte physiologische Interpretation weit näher, fast handgreiflich da; wir haben schon angedeutet, dass hier die Flimmerzellen als peripherische Endapparate der Geruchsnerven, gleich den Stäbchen der Retina oder dem Corti'schen Organ der Schnecke, bestimmt, das Agens der Riechstoffe in einen Nervenreiz umzusetzen, nothwendig zu betrachten sind. Es erscheinen also die Flimmerzellen als Vermittler der Nerventhätigkeit, nicht umgekehrt die Nerven als

Vermittler der Flimmerzellenaction, als motorische Nerven der Flimmerhärchen. Gegen letztere Auslegung in der Riechschleimhaut und überall sprechen gewichtige Umstände: erstens die ausserordentlich lange (unter günstigen Verhältnissen tagelange) Fortdauer der Bewegung an den isolirten Zellen, welche eine gleichlange Fortdauer eines in den Zellen selbst als Nervenenden vorhandenen erregenden Nerveneinflusses voraussetzte, welche ferner zu der unwahrscheinlichen Voraussetzung nöthigte, dass in den Zellen selbst ein Nervencentrum, und zwar ein zu automatischer Erregung befähigtes läge, da die Lostrennung von den Nerven die Bewegung nicht aufhebt und sich doch die Existenz eines von aussen kommenden continuirlichen Reizes in keiner Weise nachweisen oder nur wahrscheinlich machen lässt. Zweitens spricht dagegen, dass keiner von allen den Umständen, welche erwiesenermaassen die Nerventhätigkeit hervorrufen, erhöhen oder erniedrigen und gänzlich aufheben, welche mithin in entsprechender Weise die wirklich von der Nerventhätigkeit abhängigen Vorgänge alteriren, einen solchen Einfluss auf das Phänomen der Flimmerbewegung zeigt; es lässt sich weder durch Nervenreize irgend welcher Art, vor Allem nicht durch Elektricität die zum Stillstand gekommene Flimmerbewegung wieder hervorrufen, noch durch eben diese Reize eine Beschleunigung, oder eine dem Tetanus entsprechende Continuität der Härchenschwingungen erzielen; der elektrische Strom ist ebenso unwirksam, mögen wir ihn auf das Flimmerepithel selbst, oder auf die Nerven, welche zu einer mit solchem bekleideten Schleimhaut gehen, appliciren. Narkotische Stoffe, welche bekanntlich lähmend auf alle Nerventhätigkeit einwirken, sind ohne Einfluss auf die Thätigkeit der Flimmerzellen, wie besonders durch zahlreiche Versuche von Purkinje und Valentin festgestellt ist. Nach alledem fehlt es der Annahme, dass die Flimmerbewegung ein der Muskelbewegung analoges von der Nervenerregung bedingtes Phänomen sei, an jeder Basis; wir haben dasselbe als eine der Flimmerzelle, einem Gewebselement *sui generis*, eigenthümlich angehörige Lebenserscheinung aufzufassen. Wie sich von vornherein erwarten lässt, heben alle solche Agentien die Flimmerbewegung auf, welche die Substanz der Flimmerzellen chemisch alteriren, ebenso wie die Leistungsfähigkeit des Nerven oder Muskels durch jede Alteration seiner Mischung zu Grunde gerichtet wird. Für die Mehrzahl der erfahrungsmässig festgestellten störenden Einflüsse lässt sich die Wirkungsweise wenigstens vermuthen. Es kann nicht Wunder nehmen, dass Säuren und concentrirte Lösungen von Alkalien, welche die Zellen auflösen, die Bewegung sistiren, dass in gleicher Weise Alkohol, Siedehitze wirken, indem sie den eiweisshaltigen Zelleninhalt coaguliren, Kälte unter 0°, indem sie das Wasser des Inhaltes zum Gefrieren bringt. Allein schon Temperaturen von + 40° und andererseits von 50° C. zerstören das Phänomen sehr bald, früher oder später bei verschiedenen Thieren, niedere Temperaturen insbesondere sehr schnell bei warmblütigen, weniger schnell hohe Temperaturen bei kaltblütigen Thieren. Eine weit auffallendere und vorläufig in ihrem Wesen noch unerklärte Thatsache ist die Entdeckung

von Virchow,[1] dass gewisse chemische Agentien, welche in concentrirten Lösungen die Flimmerbewegung aufheben, in verdünnten Lösungen die zur Ruhe gekommene Bewegung wieder in Gang setzen. Es sind dies die fixen Alkalien, Kali und Natron, welche in derselben räthselhaften Weise auch erregend auf die in mancher Beziehung nahe verwandten Bewegungen der Samenfäden einwirken, wie unten genauer erörtert werden soll. Wir können zwar hieraus vermuthungsweise den Schluss ziehen, dass vielleicht im Leben das Blut besonders durch seinen Alkaligehalt die Flimmerbewegung unterhält, dass vielleicht die alkalische Reaction der Transsudate, die wir in der Regel auf flimmernden Schleimhautflächen treffen, hiermit in Beziehung steht, allein damit ist nicht erklärt, in welcher Weise das Alkali Bedingungen für den fraglichen Bewegungsvorgang herstellt.[2]

Diese spärlichen Thatsachen reichen nicht im Entferntesten zur Begründung einer Theorie der Flimmerbewegung aus, das Agens, die Kraft, welche die Wimperhärchen in rhythmische Bewegungen, Schwingungen oder Schlängelungen versetzt, und die Quelle dieser Kraft ist völlig unbekannt. Es lassen sich viele Fragen aufwerfen, aber nicht beantworten. So gilt es z. B. zu entscheiden, ob das Phänomen vielleicht durch einen Wechselverkehr des Zelleninhaltes mit dem umgebenden Medium, durch endosmotische Strömungen durch die Zellenwand bedingt sei, was wohl möglich wäre, wenn auch die Mechanik der Wirkung solcher Strömungen nicht ohne Weiteres zu Tage liegt. Zu endosmotischem Austausch ist allerdings die Flimmerzelle sicher befähigt, allein das Vorhandensein der Ströme und ihre Wirksamkeit in dem gesuchten Sinne ist nicht nachzuweisen. Es ist freilich dargethan, dass eine grosse Anzahl von Lösungen selbst indifferenter Stoffe, wie des schwefelsauren Kali's, des Kochsalzes, zu flimmernden Häuten zugesetzt die Bewegung in Kurzem sistiren; ob aber diese Wirkung auf der veränderten Dichtigkeit und Zusammensetzung der äusseren Flüssigkeit und dadurch veränderten Bedingungen der Endosmose, oder doch auch auf chemischen Veränderungen der Zellensubstanz durch die eingedrungenen Stoffe beruht, ist eben nicht mit Bestimmtheit zu ermitteln. Dafür spricht eine Beobachtung von Koelliker, dass die durch Zusatz einer Kochsalzlösung von 5 $^0/_0$ aufgehobene Flimmerbewegung durch Wasserzusatz wieder hervorgerufen werden kann, während ursprünglicher Zusatz verdünnterer Lösungen von Kochsalz oder phosphorsaurem Natron die Bewegung begünstigt. Damit, dass man der Substanz der Cilien ein selbstständiges Contractilitätsvermögen zuschreibt, ist natürlich nichts erklärt. Kurz, wir müssen vorläufig gänzlich von einem Erklärungsversuch abstehen; ein einfaches *non liquet* ist auch hier besser am Platze, als voreilige, haltlose Hypothesen.

Nicht besser als mit dem Wesen der Flimmerbewegung steht es um unsere Kenntniss der functionellen Bestimmung, des Nutzens derselben. So viel Vermuthungen auch darüber aufgestellt sind, so existirt doch keine, gegen welche nicht gewichtige Einwände sich erheben liessen, welche nicht für diese oder jene Stelle des Vorkommens unwahrscheinlich

oder sicher unrichtig wäre. So nahe der Gedanke liegt, dass die schwingenden Härchen mechanische Dienste leisten, zur Erzeugung von Strömungen in Flüssigkeiten, oder zur Fortschaffung kleiner Formelemente in gewissen Richtungen bestimmt sind, so stösst man bei der speciellen Durchführung dieser Voraussetzung doch auch auf Bedenken. Einmal ist nicht überall die Richtung der durch die Schwingungen erzeugten Strömungen eine constante, wie Valentin hervorhebt; zweitens ist an manchen Stellen füglich nicht einzusehen, was durch die Strömungen fortgeschafft, oder zu welchem Behufe eine solche Beförderung stattfinden sollte. So erwähnt Valentin beispielsweise das Flimmerepithel der inneren Oberfläche des geschlossenen Herzbeutels bei Fröschen, für welches schwerlich eine mechanische Rolle mit einiger Wahrscheinlichkeit ausfindig zu machen ist. Von den zahllosen mechanischen Hypothesen erwähnen wir nur wenige. Die Flimmerbewegung in den Tuben und dem Uterus hat man theils als Transportmittel für die Eier, theils als solches für die Samenfäden in Anspruch genommen. Letztere Annahme ist mit dem Nachweis, dass die Cilien in der Richtung von den Ovarien nach dem Os uteri zu schwingen, widerlegt; erstere erklärt allenfalls die Bewegung der kleinen Säugethiereier durch die Tuben, lässt aber den Zweck der Auskleidung des gesammten Uterus mit Flimmerepithel unerklärt. Auf Schleimhäuten schreibt man meist dem Flimmerepithel die Aufgabe zu, das schleimige Secret nach dem normalen Ausweg zu befördern. Hiergegen lässt sich, abgesehen von der Frage, wie weit die geringe Kraft der schwingenden Cilien dieser Aufgabe gewachsen wäre, einwenden, dass im Normalzustande von der Nasen- und Bronchialschleimhaut z. B. gar kein Secret nach aussen befördert wird. Eine andere Vermuthung, dass die Flimmerbewegung in den Luftwegen vielleicht zur Beförderung des Gasaustausches beitrüge, hat Manches für sich, bleibt aber immer eine blosse Vermuthung. Nur bei solchen Gebilden, welche durch ihre schwingenden Cilien selbst in Bewegung gesetzt werden, wie bei den Schwärmsporen der Algen, liegt die mechanische Bestimmung auf der Hand.

[1] Virchow, *über die Erregbarkeit der Flimmerzellen*, *Arch. f. pathol. Anatomie* Bd. VI. pag. 133. — [2] Wir führen folgende Beobachtungen von Valentin und Purkinje über das Verhalten der Flimmerbewegung gegen verschiedene Agentien an: Was zunächst die Fortdauer des Phänomens nach dem Tode betrifft, so sahen sie dasselbe bei Schildkröten in der Mundschleimhaut noch 9, in der Speiseröhre sogar noch 15 Tage nach dem Tode, bei Fröschen erhielt es sich unter günstigen Verhältnissen 4—5 Tage. Starke elektrische Schläge waren ohne Wirkung auf die Bewegung, der Strom einer Volta'schen Säule wirkte nur durch elektrolytische Zersetzung an den Applicationsstellen der Elektroden störend. Unschädlich fanden sie concentrirte Lösungen von Blausäure, Aloë- und Belladonnaextract, Catechu, Moschus, Mimosenschleim, essigsaurem Morphium, wässeriges Extract von Opium, Lösungen von Salicin, Strychnin. Die schädlich befundenen Stoffe bedurften zu ihren störenden Wirkungen einer gewissen Concentration der Lösung, in 100,000 facher Verdünnung waren alle unschädlich. Essigsäure, Ammoniak und Chlorantimon wirkten noch in 10,000facher, Salzsäure, Salpetersäure, Grünspan, salpetersaures Silberoxyd, Brechweinstein in 1000facher, Benzoësäure, Oxalsäure, Holzessigsäure, Schwefeläther, schwefelsaures Eisenoxyd, doppelt kohlensaures Kali, Jodkalium, weinsaures Kali, schwefelsaures Zink und Zucker in 100facher, Alkohol, Alaun, Salmiak, Kalkwasser, Chlorbaryum, schwefelsaures Chinin, Kirschlorbeerwasser, Bromkalium, Cyankalium, schwefelsaures Kali,

Mixtura camphorata, Chlornatrium, empyreumatisches Oel, essigsaures Bleioxyd in 10facher Verdünnung. Von thierischen Säften ist zur Erhaltung des Phänomens am geeignetsten Blut desselben Thieres, schädlich erweisen sich besonders der saure Magensaft und die stark concentrirte alkalireiche Galle.

ZWEITES KAPITEL.

MUSKELBEWEGUNGEN.

§. 266.

Allgemeines. Die Aufgabe dieses Kapitels ist bereits kurz skizzirt worden, sie beschränkt sich auf die Mechanik gewisser zusammengesetzter Bewegungen, deren Organe die animalischen willkührlichen Muskeln in ihren gegebenen Verbindungen mit dem complicirten Hebelmechanismus des thierischen Skelettes sind. Die unentbehrliche Grundlage für das physiologische Verständniss der thierischen und insbesondere der menschlichen Bewegungsmaschine ist eine vom Gesichtspunkte der Mechanik aus durchgeführte subtile anatomische Analyse des Skelettes und seiner Muskeln. Gestalt, Länge, Gewicht der einzelnen Hebelglieder, Beschaffenheit ihrer wechselseitigen Verbindungen durch sogenannte Gelenke, Modus und Gränzen der durch die Form der Gelenkflächen, Lage, Gestalt und Länge der Bänder und Kapseln gegebenen Beweglichkeit in diesen Gelenken, endlich Länge, Querschnitt und Ansatzverhältnisse sämmtlicher Skelettmuskeln sind die von der Anatomie mit mathematischer Genauigkeit zu liefernden Data, aus welchen die Physiologie eine exacte Mechanik der thierischen Bewegungen construiren soll, so exact, als sie für irgend eine todte Maschine verlangt wird. Die Anatomie hat sich seit längerer Zeit und ganz besonders in neuester Zeit vielfach bemüht, jene Grundlagen in verwerthbarer Genauigkeit herzustellen, ist jedoch noch keineswegs zum Abschluss gelangt; trotz einer Reihe classischer Untersuchungen, als deren Muster zweifelsohne die Arbeiten von Ed. und W. Weber über die Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge zu betrachten sind, genügen doch die gewonnenen Resultate nur unvollkommen den Ansprüchen einer strengen mathematischen Behandlung der Aufgabe. Eine solche Behandlung ist zwar schon diesem und jenem Glied der Maschine, diesem und jenem zusammengehörigen Cyclus von Bewegungen zu Theil geworden; allein bei näherer Prüfung zeigt sich häufig, dass die Unterlage der Rechnung nicht reelle Werthe, sondern mit mehr weniger Willkühr, zum Theil auf sehr mangelhafte directe Beobachtungen hin angenommene Grössen sind. Die physiologische Physik hat sich selbst erst einen festeren Boden zu schaffen, auf dem sie weiter bauen kann; welche enormen Schwierigkeiten sich der Lösung dieses Problems entgegenstellen, ist hier nicht der Ort auseinanderzusetzen. Sehen wir indessen vorläufig von dieser

idealen Auffassung der Aufgabe ab, so dürfen wir bekennen, dass die Grundzüge der Mechanik mit ziemlicher Bestimmtheit für alle Theile der Bewegungsmaschine festgestellt sind, so dass wir mit weit grösserer Befriedigung auf den Standpunkt dieses Theiles der Physiologie blicken können, als beispielsweise auf den der physiologischen Chemie.

Wir überlassen es der Anatomie, einer „physiologischen Anatomie“,[1] Glied für Glied der Bewegungsmaschine vom mechanischen Gesichtspunkt aus zu beschreiben, jeden einzelnen Knochen, jedes Gelenk, jeden Muskel auf seine mechanischen Eigenschaften zu prüfen, und begnügen uns damit, nach der Andeutung einiger allgemeiner Verhältnisse die schon genannten wichtigsten Bewegungen selbst specieller zu analysiren.

[1] Wir empfehlen in dieser Beziehung: *das Lehrbuch der physiologischen Anatomie von* H. Meyer, Leipzig 1856. Der Verfasser hat sich bemüht, durchweg nach physiologischen Principien die Theile des menschlichen Körpers anatomisch zu beschreiben, überall den Zusammenhang anatomischer Eigenschaften mit den Functionen hervorzuheben und dadurch das Verständniss der Formen zu erleichtern. Dürften sich auch so manche Einzelnheiten finden, mit denen wir uns nicht einverstanden erklären können (von denen einzelne auch zur Sprache kommen werden), so ist doch im Ganzen der gewählte Standpunkt vortrefflich festgehalten.

§. 267.

Der Mechanismus der menschlichen Bewegungsmaschine.[1] Wir unterscheiden in der menschlichen Bewegungsmaschine ein festes Centrum, den Rumpf, und die beweglicheren vom Rumpf getragenen peripherischen Theile, Kopf und Extremitäten. Jeder dieser Theile besteht aus passiven Bewegungswerkzeugen, dem knöchernen Gerüste, und activen Bewegungswerkzeugen, den Muskeln.

Betrachten wir zunächst den Mechanismus des Rumpfes. Das knöcherne Gerüste desselben, die Wirbelsäule mit ihren Anhängen, giebt, obwohl sie einen vielfach gegliederten Stab vorstellt, dem Rumpf seinen hohen Grad von Festigkeit und Steifheit, durch welche er einerseits eine sichere Behausung für die von ihm eingeschlossenen zarten Eingeweide, andererseits geeignet wird, bei den Ortsbewegungen des Menschen leicht als Ganzes fortgetragen zu werden, drittens aber auch selbst ein passender Träger der beweglichen Glieder wird. Der aufrechte Gang des Menschen wäre ohne feste Wirbelsäule unmöglich, oder wenigstens nur mit Aufbietung grosser Muskelkräfte, durch welche eine in ihren Gliedern leicht bewegliche Wirbelsäule in gegebener Form erhalten würde, möglich. Es ist dieselbe aber keineswegs absolut fest, sondern sie besitzt eine beschränkte Beweglichkeit in verschiedenen Richtungen; es ist von grossem Interesse, in ihrem Mechanismus die Bedingungen dieser paradoxen Eigenschaften, grosser Festigkeit bei mannigfacher, wenn auch beschränkter Beweglichkeit, aufzusuchen. Bekanntlich besteht die Wirbelsäule nicht aus wenigen, langen, durch Gelenke verbundenen Hebeln, welche durch Winkelbildung in den Gelenken die allgemeine Form veränderten, sondern aus 24 relativ niedrigen und

breiten Knochenstücken, welche untereinander durch zwischengelegte, ebenfalls niedrige, aber sehr elastische Bandscheiben zum Ganzen verbunden sind. Jede solche Bandscheibe gestattet eine Bewegung je zweier durch sie verbundener Wirbel gegeneinander, allein vermöge der grossen Elasticität ihres Gewebes eine ausserordentlich geringe; die mit der Bewegung wachsenden elastischen Kräfte setzen sehr bald der Weiterbewegung durch die Muskelkraft eine Gränze. Die Bewegung ist möglich durch einseitige Compression und Extension, oder auch durch Torsion der elastischen Bandmasse; die elastischen Kräfte stellen jedesmal nach dem Aufhören des bewegenden Muskelzuges die ursprüngliche Lage der Wirbel wieder her, ersparen demnach die bei Gelenkverbindungen nothwendige Thätigkeit antagonistischer Muskeln, während sie zugleich die Erhaltung der natürlichen Form der Wirbelsäule sichern. So klein die Beweglichkeit je zweier Wirbel gegeneinander, so können doch grössere Strecken der Wirbelsäule verhältnissmässig beträchtliche Beugungen dadurch erhalten, dass eine Reihe hintereinander gelegener Wirbel in gleichem Sinne gegeneinander bewegt werden, die geringen Einzelbewegungen sich also gewissermaassen summiren. Auf diese Weise wird durch die grössere Zahl der mit geringer Beweglichkeit begabten Stellen derselbe Effect, dieselbe relative Näherung zweier bestimmter Punkte erzielt, welche durch ein einziges, grosse Verschiebungen gestattendes Gelenk nur mit Beeinträchtigung der nothwendigen Festigkeit und mit grosser Gefahr für das von der Wirbelsäule eingeschlossene Rückenmark zu erreichen gewesen wäre. Es verhält sich die Wirbelsäule wie ein elastischer Stab, welcher trotz geringer Verschiebbarkeit seiner einzelnen Nachbarmoleküle gegeneinander bei vollkommener Elasticität doch beträchtlich, selbst bis zur Berührung seiner entgegengesetzten Endpunkte gebeugt werden kann, und nach dem Nachlassen der beugenden Kraft seine ursprüngliche Form wieder annimmt. Die beschriebene Verbindung der Wirbel durch elastische Scheiben hat aber zugleich noch einen weiteren wesentlichen Nutzen: wären an ihrer Stelle Gelenkverbindungen mit unmittelbarer Berührung der starren Knochen, so würde jeder Stoss, den die Wirbelsäule von unten her erleidet, z. B. beim Sprung, mit ungeminderter Heftigkeit sich bis zum Kopf fortpflanzen und das in demselben eingeschlossene Gehirn in nachtheiliger Weise erschüttern. Die elastischen Zwischenscheiben stellen eine Reihe von Stosskissen dar, welche den Stoss bei seiner Fortpflanzung mehr und mehr schwächen.

Es wird nun zwar die Beugsamkeit der Wirbelsäule lediglich durch die Zwischenwirbelknorpel vermittelt; allein die wirklich ausführbaren Bewegungen sind beschränkter, als sie sein müssten, wenn die elastische Kraft der Bandscheiben allein ihre Begränzung bestimmte, d. h. wenn je zwei Wirbel sich unbehindert so weit nach allen Richtungen gegeneinander beugen, oder um eine verticale Achse gegeneinander verdrehen könnten, bis die elastische Kraft der comprimirten, gedehnten oder torquirten Knorpel dem Zuge das Gleichgewicht hielte. Wir finden an allen Abtheilungen der Wirbelsäule Anstalten, welche den Bewegungen eine nähere feste Gränze setzen, und zwar an den verschiedenen Abtheilungen

verschiedene Arten der Bewegung beschränken. Diese Einrichtungen bestehen in den gelenkartigen Verbindungen der benachbarten Wirbelbogen untereinander. Je nach der Richtung der sich berührenden Flächen der Gelenkfortsätze, je nachdem ihre Berührungsebene mehr einer von vorn nach hinten, oder mehr einer von rechts nach links durch den Rumpf gelegten senkrechten Ebene parallel gerichtet ist, oder mehr eine wagerechte Lage hat, werden diese Gelenke die Beugung und Achsendrehung der Wirbelsäule oder eines Abschnittes derselben gestatten, beeinträchtigen oder gänzlich unmöglich machen müssen. Hinge der Bewegungsumfang lediglich von der Elasticität der Wirbelknorpel ab, so müsste, wie sich aus einer von Gebrüder Weber nach den Durchmesserverhältnissen der Knorpel ausgeführten Berechnung ergiebt, der Rückentheil der Wirbelsäule etwa in gleichem Grade beugsam, wie der Lendentheil, trotz der beträchtlich verschiedenen Länge beider, der Halstheil dagegen etwa dreimal beugsamer sein. In Wirklichkeit ist allerdings der Halstheil der beweglichste in allen Richtungen, der Rückentheil aber ausserordentlich wenig beweglich, wenig drehbar um die Verticalachse, fast ganz unbeweglich in der Richtung von vorn nach hinten, und der Lendentheil zwar beträchtlich beugsam von vorn nach hinten, dafür aber der seitlichen Beugung und der Achsendrehung fast ganz unfähig. Die aus der Anatomie bekannte abweichende Gestalt der Gelenkverbindungen an den drei Abtheilungen der Wirbelsäule erklärt diese Verschiedenheiten der Beweglichkeit leicht und vollständig. Am Halstheil ist die Berührungsebene der Gelenkflächen schräg von vorn und oben nach unten und hinten, und die kurzen Dornfortsätze horizontal gerichtet, so dass sie nicht durch gegenseitige Berührung die Rückwärtsbeugung hemmen; am Rückentheil sehen die Gelenkflächen je zweier Wirbel gerade nach vorn und nach hinten, die Berührungsebenen liegen demnach auf der rechten und linken Seite in derselben Verticalebene, die Dornfortsätze sind schräg nach unten gerichtet und dachziegelförmig übereinander geschoben, so dass sie jede Rückwärtsbeugung unmöglich machen; am Lendentheil endlich sehen die sich berührenden Gelenkflächen nach innen und nach aussen, und zwar ist die des oberen Wirbels concav, die des unteren entsprechend convex, während die Dornfortsätze weit von einander in wagerechter Richtung stehen.

Die Wirbelsäule stellt nicht einen geraden, sondern einen mehrfach in der Richtung von vorn nach hinten gekrümmten Stab dar; der Halstheil ist schwach convex nach vorn, der Rückentheil stark concav, der Lendentheil schwach convex, das Kreuzbein stark concav.[2] Die normale Form dieser Krümmung ist am besten und treuesten durch ein sinnreiches Verfahren der Gebrüder Weber zur Anschauung gebracht worden. Sie gossen den ganzen Rumpf eines normal gebauten Leichnams in Gyps ein, durchsägten die unverrückbar durch den Gyps festgehaltene Wirbelsäule senkrecht von vorn nach hinten, liessen die so erhaltene Schnittfläche stereotypiren und abdrucken. Eine zweite vortreffliche Methode ist neuerdings von Ed. Weber ausgedacht und ausgeführt worden; es wurde der Rumpf eines wohlgebauten Soldaten frisch

skelettirt mit Erhaltung aller Bänder, und im frischen Zustande in richtiger Aufstellung von verschiedenen Seiten her (aus gehöriger Entfernung) photographirt. Der Nutzen dieser gekrümmten Form wird in der Erhöhung der Tragkraft gesucht; man vergleicht die Wirbelsäule mit einer gekrümmten Feder, darf jedoch nicht vergessen, dass die gekrümmte Form ihre natürliche ist, nicht aber eine durch Zusammendrückung hervorgerufene, aus welcher die elastischen Kräfte die geradgestreckte Form wiederherzustellen strebten.

So gering die Beweglichkeit der Wirbelsäule, so ist doch für die Ausführung der durch den Mechanismus gestatteten Bewegungen ein sehr complicirtes, mannigfach gegliedertes System activer Bewegungsapparate angelegt, dessen Mechanik durchaus nicht etwa so einfach und klar ist, wie vielfach geglaubt wird. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die Musculatur der Wirbelsäule speciell auf ihre Wirkung zu untersuchen, wir beschränken uns auf einige übersichtliche Andeutungen. Es giebt Muskelsysteme für die Vorwärts-, Rückwärts-, Seitenbeugung und Achsendrehung der Wirbelsäule; in diese Systeme gehören aber keineswegs blos die unter dem Namen der Rückenmuskeln von der Anatomie zusammengefassten Muskeln, sondern es reihen sich in dieselben auch sämmtliche Muskeln der vorderen Rumpfwandung ein. Die Intercostales gehören ebenso zu den Bewegungsapparaten der Wirbelsäule, als die Interspinales; freilich nicht unmittelbar, wohl aber mittelbar durch Combination ihrer Thätigkeit mit der gewisser anderer Muskeln vermögen sie Beugung und Drehung der Wirbelsäule zu vermitteln. Alle eigentlichen Rückenmuskeln (und Nackenmuskeln) können, wie sich aus ihrer Lage hinter der Achse der Wirbelsäule ergiebt, nur drei Arten von Bewegung hervorbringen, Streckung nach hinten, seitliche Beugung und Drehung um die Verticalachse; die Streckung wird durch die gemeinschaftliche Thätigkeit der beiderseitigen Muskeln, die beiden letzten Bewegungen durch einseitige Thätigkeit derselben, die eine oder die andere je nach den Angriffspunkten der Muskeln, hervorgebracht. Kein Rückenmuskel kann zu der Beugung der Wirbelsäule nach vorn beitragen. Die Anatomie lehrt uns in der dicken, vielfach gespaltenen Rückenmuskelmasse nach dem Ansatz solche unterscheiden, welche von Dornfortsatz zu Dornfortsatz gehen, solche, welche von Querfortsatz zu Querfortsatz gehen, und endlich solche, welche schräg zwischen Dornfortsätzen und Querfortsätzen ausgespannt sind; wir unterscheiden ferner Muskeln, welche nur von einem Wirbel zum nächsten Nachbar gehen, und solche, welche mehrere Wirbel überspannen.[5] Alle diese Muskeln können, wenn sie auf beiden Seiten zugleich wirken, nur eine Bewegung, Streckung (oder Beugung) der Wirbelsäule nach hinten bewirken, den Effect der einseitigen Thätigkeit jedes Muskels lehrt uns eine einfache Betrachtung der Hebelverhältnisse. Er wird um so mehr zur seitlichen Beugung beitragen, je mehr die Richtung seines Zuges sich der Verticallinie nähert, je weiter von der Mittellinie entfernt sein Ansatz, je länger also der Hebelarm, an dem er wirkt; für die Interspinales ist der Hebelarm gleich Null, dieselben können daher zur seitlichen Beugung nichts beitragen;

am günstigsten gestalten sich die Verhältnisse für die Intertransversarii und den Ileo-Lumbalis. Ein Muskel wird um so mehr zur Achsendrehung beitragen, je mehr seine Zugrichtung sich der horizontalen nähert; am meisten erfüllen diese Bedingung die von dem Querfortsatz des einen zum Dornfortsatz des nächsten Wirbels ausgespannten Faserbündel (*rotatores, multifidus spinae*). Welche Muskeln beugen die Wirbelsäule nach vorn? Die Muskeln, welche den Rumpf als Ganzes beugen, ihn bei fixirten unteren Extremitäten nach vorn um die beide Oberschenkelköpfe verbindende Querachse drehen, kommen hier nicht in Betracht, sondern nur diejenigen, welche die Wirbelsäule in sich selbst nach vorn krümmen. An letzterer selbst fehlt jeder Apparat hierzu; selbst der *musculus longus colli* hat ungünstige Hebelverhältnisse für die Geradstreckung oder Vorwärtskrümmung des Halstheiles. Dafür sind enorme Muskelmassen in den Muskeln der vorderen Rumpfwandung vorhanden, deren Bedeutung für die Bewegungen der Wirbelsäule bisher noch nirgends richtig gewürdigt worden ist. Wir dürfen hier nur andeuten, was nächstens in einer neuen Arbeit von Ed. Weber klar und ausführlich nachgewiesen werden soll.[1] Mit gewohntem Scharfsinn hat Ed. Weber die Wirkungsweise der Rumpfmusculatur aus ihrem Verlauf und Ansatz abgeleitet, und ist dabei zu Resultaten gekommen, welche ebenso durch ihre Einfachheit, als durch ihre augenscheinliche Wahrheit überraschen. Sämmtliche eigentliche Rumpfmuskeln lassen sich ohne Zwang in wenige Systeme ordnen, welche aus spiralig um den Rumpf herumgelegten Muskelzügen bestehen, und ihre letzten Ansatzpunkte einerseits in Wirbelsäule und Kopf, andererseits im Becken finden. Eine solche Spirale bildet folgende Muskelreihe: *m. sternocleidomastoideus* der linken Seite, die *mm. intercostales interni* der rechten Seite, der rechte *serratus posticus inferior*; eine zweite beginnt am Becken rechterseits mit dem *obliquus internus*, setzt sich fort durch den linken *obliquus externus* in die linken *intercostales externi*, und geht am oberen Ende des Brustkorbes theils durch den *scalenus medius*, theils durch den *serratus posticus superior* linkerseits an die Wirbelsäule. Dass die genannten Muskelreihen nicht blos willkührlich zusammengefasste sind, dass die Gleichheit ihrer Faserrichtung nicht ein zufälliger Umstand, sondern ein wesentliches sie coordinirendes Moment ist, lässt sich leicht durch schlagende Thatsachen erweisen, von denen wir nur einige andeuten, um nicht vorzugreifen. Betrachten wir die zuletztgenannte Spirale, so sehen wir, dass eine Verlängerung der inneren Gränzlinie des Scalenus auf dem Brustkorb genau zusammenfällt mit der Linie, welche die inneren Ränder der Intercostales dieser Seite begränzt, ferner direct übergeht in die innere Gränzlinie der letzten vorderen Zacken des Obliquus, während ebenso eine Fortsetzung der unteren (hinteren) Gränzlinien des *serratus posticus superior* genau übergeht in die hintere Gränzlinie des Obliquus, also zwei scharfe anatomisch gegebene Linien das spiralige Muskelband in seiner ganzen Länge begränzen; eine weitere Thatsache, welche die Auffassung der genannten Muskeln als Fortsetzungen von einander rechtfertigt, ist, dass in den Zwischenrippen-

räumen, welche von den Zacken des *obliquus externus* bedeckt werden, die *intercostales externi* fehlen. Ganz ähnliche Verhältnisse stellen sich für die erstgenannte Spirale heraus, dieselben scharfen Gränzen, dieselben evidenten Uebergänge. Eine neue Bedeutung erhält durch Ed. Weber's Auffassung auch der *m. rectus abdominis*, und seine *inscriptiones tendineae* werden verständlich; kurz, es giebt nichts Ueberzeugenderes, als eben diese Auffassung, deren nähere Auseinandersetzung durch ihren Urheber nächstens zu erwarten steht. Hiernach erhalten die in Rede stehenden Muskeln wesentlich neue functionelle Beziehungen, welche übersehen wurden, so lange man jeden für sich, ohne Berücksichtigung seiner Fortsetzungen auf seine mechanischen Verhältnisse prüfte. Man hat die vorderen Rumpfmuskeln immer nur als Erweiterer und Verengerer der Brust- und Bauchhöhle, als Heber und Senker der Rippen betrachtet, und sicher kann eine Zusammenziehung des *serratus posticus inferior* z. B. allein nichts Anderes als ein Herabziehen der unteren Rippen, eine Contraction eines Intercostalis, eine Näherung der betreffenden zwei Rippen bewirken. Wirkt aber eine der genannten Muskelreihen zusammen, verkürzt sich z. B. die ganze zweite Reihe vom Obliquus bis zum Scalenus und *serratus posticus superior*, so muss der Effect derselbe sein, als wenn ein einziges continuirliches Faserbündel, welches zwischen dem rechten Darmbeinkamm und dem linken Rand der Halswirbelsäule über Bauch und Brust hinweg ausgespannt wäre, sich contrahirte, nämlich eine Drehung des Rumpfes um seine Längsachse gegen das fixirte Becken. Eine gleichzeitige Thätigkeit der beiderseitigen entgegenläufigen Spiralen wird eine Beugung der Wirbelsäule nach vorn bewirken müssen, welche man gewiss mit Unrecht meistens dem *rectus abdominis* aufgebürdet hat. Es versteht sich von selbst, dass der Kopf, wenn er durch Muskeln in seinem Gelenk fixirt ist, sich wie ein Theil der Wirbelsäule verhält, ein Zug an ihm, z. B. durch den *sternocleidomastoideus*, demnach auf die Wirbelsäule wirkt.

Der Kopf balancirt auf dem oberen Ende der Wirbelsäule, d. h. bei aufrechter Haltung des Oberkörpers befindet sich der Schwerpunkt des Kopfes senkrecht über den Unterstützungsflächen des Atlas, auf denen er mit den Condylen des Hinterhauptsbeines ruht. Stellt man (Ed. Weber) den abgeschnittenen Kopf mit seinen Condylen auf eine Fläche, so gelingt es ebenfalls ihn zum Balanciren zu bringen, indessen ist das Gleichgewicht hier, wie auf der Wirbelsäule, der hohen Lage des Schwerpunktes über der schmalen Basis wegen äusserst labil. Immer aber ist diese Art der Lage des Kopfes von grosser Wichtigkeit, insofern sie Muskelkräfte zum Tragen des Kopfes erspart, nur geringe Muskelkräfte, welche das Ueberfallen des verrückten Schwerpunktes verhindern, erfordert. Da das Ueberfallen, wie die Beobachtung an uns selbst (beim Einschlafen in sitzender Stellung z. B.) und am abgeschnittenen Kopfe lehrt, wenn nicht besonders nach hinten drückende Kräfte wirken, stets nach vorn geschieht, sehen wir auch die zur Aufrechterhaltung des Kopfes bestimmten Muskeln in bei Weitem überwiegender Menge und Stärke hinter dem Gelenke angebracht. Bei den Thieren, welche mit horizontaler

Wirbelsäule sich bewegen, kann diese begreiflicher Weise den Kopf nicht balancirend tragen; es ist indessen auch bei diesen die Erhaltung des Kopfes in der Lage nicht der kostspieligen Thätigkeit von Muskeln anvertraut, sondern sie wird hauptsächlich durch ein starkes elastisches Band, das Nackenband, vermittelt.

Der Kopf ist nach allen Richtungen hin in hohem Grade beweglich, wir können ihn in weitem Umfange von vorn nach hinten beugen, und beinahe um einen halben Kreis um seine Verticalachse drehen; freilich kommt ein guter Theil dieser Drehungsgrössen auf die Bewegungen der Halswirbelsäule, die sich zu den eigenen Gelenkbewegungen des Kopfes addiren, welche allein die seitliche Beugung des Kopfes vermitteln. Streng genommen ist auch der Kopf selbst um die Verticalachse gar nicht drehbar, und diese Drehung eine Bewegung der Halswirbelsäule, da sie zwischen Atlas und Epistropheus geschieht, der Kopf mit dem Atlas um den Zahnfortsatz des Epistropheus rotirt. Indessen rechnet man in der Regel das fragliche Drehgelenk zu den Kopfgelenken, und spricht daher von einer Vertheilung der Kopfbewegungen auf zwei Gelenke, von denen jedes nur einen bestimmten Drehungsmodus gestattet. Teleologisch rechtfertigt man diese Vertheilung als eine Schutzeinrichtung für das Rückenmark, welches bei gleicher allseitiger Beweglichkeit des Kopfes in einem einzigen Gelenk lebensgefährlichen Torsionen und Knickungen ausgesetzt wäre. Die nähere Einrichtung der beiden Gelenke, sowie die Beschreibung der Muskeln, welche die Bewegung des Kopfes in horizontaler und verticaler Ebene ausführen, setzen wir aus der Anatomie als hinlänglich bekannt voraus.

An dem festen Centrum, dem Rumpf, sind zwei Paare leicht und mannigfach beweglicher, langgestreckter Hebelapparate angebracht; das eine Paar derselben, die unteren Extremitäten, sind bestimmt und eingerichtet, den Rumpf zu tragen und Ortsveränderungen des ganzen Körpers hervorzubringen, während das zweite Paar, die oberen Extremitäten, dazu dienen, Ortsveränderungen der Aussendinge gegen unseren Körper zu bewirken. Ihrer verschiedenen Bestimmung gemäss ist die Befestigung am Rumpf bei den Beinen und Armen eine wesentlich verschiedene. Der Träger der Beine ist ein mit der Wirbelsäule fest verbundener Knochengürtel, das Becken, während die Arme an einem nicht ganz geschlossenen, gegen den Rumpf in grossem Umfange verschiebbaren Knochengürtel eingelenkt sind. Die unmittelbaren Träger der Arme, die beiden Schulterblätter, stehen direct weder in fester noch in Gelenk-Verbindung mit dem Skelett des Rumpfes, nur mittelbar und einseitig sind sie durch eine lange Knochenstütze, das Schlüsselbein, an den Rumpf befestigt, und auch diese Befestigung geschieht durch eine, wenn auch wenig bewegliche Gelenkverbindung. Das Schulterblatt selbst wird nur durch Muskelmassen an den Brustkorb angedrückt erhalten. Der Nutzen dieser Aufhängungsart der Arme am Rumpf ist evident. Die schon an sich sehr umfangreichen Bewegungen der Arme können beträchtlich vergrössert werden, indem sich gleichsinnige Verschiebungen der Schulterblätter hinzuaddiren. Strecken wir unsere Arme

nach beiden Seiten wagerecht aus, so ist von dieser Lage aus der Drehung im Schultergelenk sowohl in verticaler Ebene nach oben, als in horizontaler Ebene nach hinten kein grosser Spielraum gestattet, wohl aber können wir die Arme bis zur Berührung der Hände über dem Kopf und hinter dem Rücken in den genannten Richtungen weiter drehen, wenn wir gleichzeitig die Schulterblätter mit heben und drehen.

Das Schultergelenk ist das freieste Gelenk des ganzen Körpers; es gestattet nach allen Richtungen die umfangreichsten Bewegungen, und würde dem Arm nach oben und vorn noch grössere Excursionen gestatten, wenn sich in dieser Richtung nicht in dem vorspringenden Acromion und dem *processus coracoideus*, theilweise auch in den Muskeln Hindernisse entgegenstellten. Es gehört das Schultergelenk bekanntlich zu den Kugelgelenken, und verdankt die ausserordentliche Freiheit der Beweglichkeit einer Einrichtung, durch welche es sich vor anderen Gelenken derselben Kategorie auszeichnet. Während nämlich die Gelenkfläche des Oberarmkopfes den grösseren Theil einer Kugeloberfläche darstellt, bildet die entsprechende Pfannenfläche am Schulterblatt nur ein kleines Segment einer Halbkugel. Das Festhalten des Gelenkkopfes in der Pfanne, welches bei künstlichen Nuss-Gelenken durch Uebergreifen der Pfannenfläche über die grösste Peripherie des Kopfes bewirkt wird, welches ferner durch eine straffe Kapsel und angespannte Hülfsbänder nur mit wesentlicher Beeinträchtigung der Beweglichkeit zu bewerkstelligen gewesen wäre, wird theils durch den Luftdruck, welcher in Folge der vollständigen Luftleere des von der Kapsel umschlossenen Gelenkraumes die Flächen aneinander gepresst erhält, theils durch die über das Gelenk hinweglaufenden Muskeln und Sehnen vermittelt. Freilich sind diese Befestigungsmittel nicht ausreichend, das Ausrenken des Gelenkkopfes durch relativ geringe Gewalt zu verhindern; eine grössere Festigkeit war ohne Aufopferung eines Theiles der Beweglichkeit nicht erreichbar. Die Bewegungen, welche der Oberarm in diesem Gelenk auszuführen im Stande ist, sind von zweierlei Art, erstens Drehungen um den Mittelpunkt der von den Gelenkflächen beschriebenen Kugelfläche nach allen Richtungen, zweitens Drehungen um die eigene Längsachse, welchen freilich durch die Torsion der Kapsel und die Spannung der das Gelenk umgebenden Weichtheile ziemlich enge Gränzen gesteckt sind.

Die Muskeln, welche den Oberarm am Schultergelenk bewegen, setzen sich sämmtlich in der Nähe seines Drehpunktes an, eine Einrichtung, welche durch den beträchtlichen Umfang der Bewegungen nöthig gemacht war; je näher der Ansatz eines Muskels am Hypomochlion des Hebels, eine desto grössere Drehung vermag eine Contraction von bestimmter Grösse hervorzubringen. Freilich ist durch die Kürze des Hebelarmes andererseits ein grösserer Aufwand von Kraft nothwendig gemacht; allein derselbe war einfach und ohne irgend welche Beeinträchtigung der Beweglichkeit durch die Vergrösserung des Querschnittes der Muskeln zu erreichen. Wir finden daher die Muskeln, welche vom Rumpf zum Oberarm gehen, fast durchgehends von einem im Verhältniss

zur Faserlänge sehr ansehnlichen Querschnitt, wie z. B. den Deltoideus. Die Anheftung der Muskeln in der Nähe des Drehpunktes war ausser durch den genannten Umstand auch durch andere Verhältnisse geboten; man denke sich den *pectoralis major*, den *latissimus dorsi* etc. anstatt in der Nähe des Gelenkkopfes, dicht über dem Olecranon angeheftet; der Vortheil, welcher dabei in der grösseren Länge des Hebelarmes läge, würde völlig zu nichte gemacht durch die Hemmung, welche die einzelnen Muskeln durch Spannung der Thätigkeit ihrer Antagonisten entgegensetzen würden; ferner durch den Verlust der schlanken Form des Oberarms, welche für seine mechanischen Leistungen unentbehrlich ist.

Der Arm besteht aus zwei durch ein Charniergelenk miteinander verbundenen Abtheilungen, und trägt an seinem freien unteren Ende einen der Länge und Breite nach vielfach gegliederten Mechanismus, die Hand. Die wesentliche Bestimmung des gegliederten, am Schulterblatt so frei beweglich eingelenkten Stabes, welchen der Arm darstellt, ist: die Hand, welche zum Betasten und Erfassen äusserer Objecte bestimmt und eingerichtet ist, nach allen möglichen Richtungen zu den Objecten hinzubewegen, und mit denselben beschwert sicher zu tragen. Die Gelenke, welche die einzelnen Glieder der oberen Extremität untereinander verbinden, sind keine vollkommenen, keines gestattet allseitige Bewegung, wohl aber sind die verschiedenen Bewegungsmodi so auf verschiedene Gelenke vertheilt, dass die teleologische Anschauung jeden erfahrungsmässig festgestellten Zweck des Mechanismus auf das Klarste in seiner Einrichtung ausgesprochen findet. Das Ellenbogengelenk gestattet nur Beugung und Streckung, die Beugung in so hohem Grade, dass Oberarm und Unterarm in sehr spitzem Winkel gegeneinandergestellt der Hand eine Berührung des Oberarmkopfes gestatten. Betrachten wir die mässig gebogene Form des Armes als die natürliche, weil sie sich herstellt, wenn die elastischen Kräfte der unthätigen Antagonisten, Strecker und Beuger, sich das Gleichgewicht halten, so ist die Streckung sehr beschränkt; ihre Gränze ist erreicht, wenn Oberarm und Unterarm eine gerade Linie bilden, und zwar wird bekanntlich die Winkelbildung beider Abtheilungen nach rückwärts durch das Olecranon, welches wie ein Sperrhaken eingreift, verhindert. Der Nutzen dieser Einrichtung liegt auf der Hand; der wagerecht ausgestreckte mit seiner Beugeseite nach oben gekehrte Arm wird dadurch zu einem starren Hebel, an dessen vorderem Ende starke Lasten wirken können, ohne dass beträchtliche Muskelkräfte aufgeboten werden müssen, um dem Umknicken des Hebels in der Mitte entgegenzuarbeiten, ein weiterer Nutzen der Einrichtung liegt in dem Schutze, den sie den über das Gelenk hinweggehenden Nerven und Gefässen gewährt. Wir haben schon erwähnt, dass der Arm als Ganzes im Schultergelenk um seine Längsachse in beschränktem Grade drehbar ist; die Grösse dieser Drehbarkeit reicht nicht aus, besonders nicht in allen Lagen des Armes, eine allen Zwecken entsprechende Rotation der Hand um die Längsachse zu vermitteln. Wir finden daher noch eine zweite Stelle im Hebelapparate, an welcher diese Art der Bewegung in ziemlich ausgedehntem Maasse möglich ist; diese

Stelle ist aber weder das Ellenbogengelenk, noch das Gelenk zwischen Hand und Unterarm, weil an beiden Orten die Vereinigung dieser Bewegungsart mit denen, für welche die Gelenke anderweitig eingerichtet sind, nicht ohne Beeinträchtigung der Festigkeit und Sicherheit des Hebelapparates möglich gewesen wäre. Es ist vielmehr das Gerüste des Unterarmes selbst zu diesem Zwecke der Länge nach in zwei Abtheilungen, den Radius und die Ulna, gespalten, welche so miteinander an ihren oberen und unteren Enden verbunden sind, dass der Unterarm in sich um seine Längsachse gewissermaassen torquirt werden kann. Die Ulna ist das eigentliche Skelett des Unterarmes, der Hebel, an welchem derselbe im Charnier des Ellenbogens gebeugt und gestreckt wird, der Radius dagegen wird richtiger zur Hand gerechnet, von Meyer als eine Fortsetzung der Hand in den Unterarm bezeichnet; seine Bestimmung ist, die Drehung der von ihm getragenen Hand um die Längsachse zu vermitteln. Er ist daher bekanntlich so an der Ulna befestigt, dass sein oberes Ende in einem an der Ulna befindlichen Ring um sich selbst rotirt, sein unteres Ende dagegen um das untere Ende der Ulna herumläuft, die ideale Drehungsachse daher weder mit der Längsachse der Ulna, noch mit der des Radius zusammenfällt, sondern durch den Mittelpunkt des oberen Radiusendes und den Mittelpunkt des unteren Ulnaendes geht. Das obere Radiusende ist so eingerichtet, dass es in keiner Weise die Charnierbewegungen zwischen Ulna und Oberarm beeinträchtigt, das untere Ulnaende stört dafür nicht die Streckung und Beugung, Ab- und Adduction der Hand, welche nur mit dem Radius in einer diesen Bewegungen angepassten Gelenkverbindung steht.

Das Handgelenk ist freier als das Ellenbogengelenk, insofern es ausser Streckung und Beugung auch Adduction und Abduction gestattet, aber weniger frei als das Schultergelenk, da es keine Rotation um die Längsachse gestattet. Streckung und Beugung sind in grösserem Umfang möglich als Abduction und Adduction. Natürlich sind auch hier Art und Umfang der Beweglichkeit durch die Form der Gelenkflächen gegeben. Die Hand bildet eine mosaikartig aus den Einzelflächen der Handwurzelknochen erster Reihe (ausser dem *os pisiforme*) zusammengesetzte, ovale, in zwei aufeinander senkrechten Richtungen convexe Gelenkfläche, welche am Unterarm eine entsprechende Concavität findet. Eine ziemlich schlaffe Kapsel gestattet den grossen Umfang der Bewegungen (Beugung und Streckung beträgt einen halben Kreis); zahlreiche über das Gelenk hinweglaufende, durch Bänder angedrückt erhaltene Sehnen tragen mehr als die Kapsel zur Verhütung von Luxationen bei.

Die Hand ist der complicirteste Mechanismus des menschlichen Skelettes, auf das Vollkommenste eingerichtet für ihre Bestimmung, Objecte von allen Formen und Grössen zu betasten, zu ergreifen und festzuhalten. Die unendliche Mannigfaltigkeit der Bewegungen dieses Mechanismus und seiner einzelnen Glieder gegeneinander leuchtet am besten aus einer Betrachtung der zahllosen Verwendungsarten desselben ein. Trotz dieser Mannigfaltigkeit ist das Princip, nach welchem die Hand construirt ist, äusserst einfach. Sie besteht aus fünf an ihren Basen

verbundenen, gegliederten Stäben, welche auf einer Wurzel, die aus acht kleinen, in zwei Reihen geordneten Knöchelchen zusammengesetzt ist, in einer Reihe nebeneinander angeheftet sind. Jeder solche Stab besteht zunächst aus einem der Wurzel aufsitzenden Grundglied, dem sogenannten Mittelhandknochen; die fünf Mittelhandknochen jeder Hand sind durch einen gemeinschaftlichen Hautüberzug und Ausfüllung ihrer Zwischenräume mit Muskeln zu einem tellerartigen Organ, der eigentlichen Hand, verbunden. An dem unteren Ende jedes Mittelhandknochens ist die übrige Gliederreihe jedes Stabes frei in Gestalt eines Fingers eingelenkt; der Daumen besteht bekanntlich aus zwei, jeder andere Finger aus drei Gliedern, Phalangen. Die aus den Metacarpalknochen gebildete Hand besitzt sehr geringe Beweglichkeit, entsprechend ihrer Bestimmung, als Unterlage für zu tragende Objecte und als Widerhalt, gegen welchen die als Zangenarme gebrauchten Finger erfasste Gegenstände andrücken, zu dienen. Die Beweglichkeit ihres Gerüstes beschränkt sich darauf, eine Einwärtskrümmung ihrer beiden Ränder und dadurch die Bildung einer rinnenartigen Vertiefung, der Hohlhand, zu gestatten. Zu diesem Zweck ist besonders der Mittelhandknochen des Daumens freier als die übrigen auf der Handwurzel eingelenkt, und sein unteres Ende nicht durch straffe Bänder mit dem seines Nachbars vereinigt, wie dies bei den übrigen der Fall ist, sondern frei; es ist aber auch der Mittelhandknochen des kleinen Fingers etwas beweglicher, als die der Mittelfinger, so dass sein unteres Ende einigermaassen vor die Ebene, in welcher die übrigen liegen, vorgeschoben werden kann. Besondere, ziemlich kräftige Muskeln sind in der Hohlhand (die Ballen) angebracht, um durch ihren Zug diese Gegenstellung der beiden Hohlhandränder hervorzubringen. Ist diese Rinnenbildung hergestellt, so kann die Rinne durch rechtwinklige Umbeugung der ersten Phalangen der vier letzten Finger nach der Hohlhand zu in eine tiefe napfförmige Grube verwandelt werden, welche auch gegen den Unterarm zu durch die gegeneinander gedrängten Ballen und das *ligamentum carpi volare* abgeschlossen ist. Werden ausserdem die vier Finger hakenförmig so weit eingeschlagen, dass ihre Spitzen auf der Basis der Hand aufliegen, so ist aus der Hohlhand eine ringsum geschlossene Höhle gebildet; wird diese Höhle durch den nach innen eingeschlagenen Daumen ausgefüllt, so wird die Hand zu einer soliden abgerundeten Masse, welche als „geballte Faust“ vielfache Verwendung findet. Die Finger sind in dem Gelenk, welches sie mit den Mittelhandknochen verbindet, einer doppelten Bewegung fähig, der Beugung und Streckung einerseits, der Ab- und Adduction andererseits; letztere ist jedoch nur bei gestreckten Fingern gestattet, bei gebogenen stellt das Gelenk ein einfaches Charnier dar. Die Finger können in diesem Gelenk bis zur Bildung eines rechten Winkels mit der Hohlhand gebogen, jedoch nur so weit gestreckt werden, bis sie mit dem Metacarpus eine gerade Linie, oder höchstens einen ganz stumpfen Winkel nach dem Handrücken zu bilden. Von besonderer Wichtigkeit für die Function der Hand als Greifapparat ist, dass die Ebene, in welcher die Beugung des Daumens geschieht, einen Winkel mit den paral-

lelen, zur Hohlhand senkrechten Beugungsebenen der übrigen Finger bildet; bei geradgestreckten Fingern ist die Beugeseite des Daumens nach innen, nach der Hohlhand zu, gerichtet, der Daumen wird bei seiner Beugung vor der Hohlhand schräg vorbeibewegt. Hierdurch und durch die Beschaffenheit der Einlenkung seines Metacarpusknochens am *os multangulum majus* wird der Daumen zu den eigenthümlichen Bewegungen, welche seine Dienste als „ἀντιχεῖρ“ erfordern, geeignet. Das genannte Gelenk ist ein Sattelgelenk, die Berührungsflächen sind in zwei aufeinander senkrechten Richtungen concav und respective convex, gestatten demnach die Drehung des Metacarpusknochens um zwei aufeinander senkrechte Achsen, Beugung und Streckung, Ab- und Adduction; und zwar ist letztere Bewegung nicht nur bei völliger Streckung, wie bei den übrigen Fingern, sondern bei allen Graden der Beugung möglich. Die Achse, um welche die Beugung geschieht, ist so gestellt, dass der Metacarpusknochen und mit ihm der Daumen bei der Beugung schräg an der Hohlhand vorbeigeführt wird. Durch diese Einrichtungen beider Gelenke des Daumens ist demselben eine grosse Mannigfaltigkeit der Bewegungen gesichert; durch verschiedene Combination von Beugung, Streckung, Ab- und Adduction in diesen beiden und Beugung im Phalangengelenk kann die Spitze des Daumens jeder anderen Fingerspitze gegenübergestellt und die Volarseite beider zur Berührung gebracht werden, so dass der Daumen mit jedem anderen Finger nach Art einer Pincette gebraucht werden kann. Die Gelenke der Fingerphalangen unter sich sind sämmtlich einfache Charniergelenke, in welchen nur Beugung nach der Volarseite bis zum rechten Winkel und Streckung bis zur geraden Linie gestattet ist. Es leuchtet ein, dass durch combinirte Beugung der einzelnen Phalangen gegeneinander jeder Finger zu einem Haken verschiedener Krümmung, je nach dem Grade der Beugung, geformt, und dieser Haken durch Beugung des Fingers im Metacarpalgelenk in verschiedenem Grade der Hohlhand genähert werden kann. Einzelne oder mehrere der vier letzten Finger zugleich können auf diese Weise Gegenstände von verschiedenem Durchmesser, deren Form sie ihre Krümmung anpassen, umklammern und durch Andrücken an die Hohlhand auch ohne Beihülfe des Daumens festhalten. Diese Art des Haltens wird indessen unsicher, sobald der Durchmesser des Objectes zu gross wird; je weniger die hakenförmig gebogenen Finger über seinen grössten Umfang hinweggreifen können, je mehr der von den Fingern und der Hohlhand gebildete Hohlraum sich auf einen halben Cylinder reducirt, desto leichter können die Gegenstände, wenn die Oeffnung des Cylinders nach unten gekehrt ist, aus demselben herausgleiten. In der Mehrzahl der Fälle gebrauchen wir daher die Hand nach Art einer zweiarmigen Zange, deren einen Arm einer oder mehrere der vier letzten Finger, den anderen der Daumen darstellt, indem wir beide Arme von entgegengesetzten Seiten her um das Object herumkrümmen, beide Arme dasselbe sich gegenseitig andrücken. Es bedarf keiner weitläufigen Darstellung, welche verschiedenen Formen, Lagen und Oeffnungen wir dieser Zange zu geben vermögen, die Beobachtung des täglichen Ge-

brauches giebt darüber die beste Auskunft, und lehrt zugleich, mit welcher Leichtigkeit, Sicherheit und Freiheit die Finger mit den ergriffenen Objecten in den verschiedensten Richtungen bewegt werden können. Ein treffliches Beispiel ist die Führung des Pinsels und Bleistiftes, wobei freilich daran zu erinnern ist, dass die zeichnende Hand die Feinheit und Exactheit ihrer Leistungen nicht allein der Feinheit des Mechanismus verdankt, sondern dass es der Muskelsinn ist, welcher den Mechanismus in so wunderbarer Weise gebrauchen lehrt. Vom teleologischen Gesichtspunkte aus lassen sich leicht noch manche Eigenthümlichkeiten des Handmechanismus zu seiner angedeuteten Bestimmung in Beziehung setzen, so z. B. die Eigenthümlichkeit, dass die dritten Phalangen der vier letzten Finger für sich nicht gebeugt werden können, sondern nur, wenn gleichzeitig die zweiten Phalangen gegen die ersten gekrümmt werden, wohl aber die letzte Daumenphalanx für sich beweglich ist. Die isolirte Beugung der letzten Phalangen jener Finger könnte kaum zu irgend einem mechanischen Effect benutzt werden, der nicht leichter bei gleichzeitiger Beugung der folgenden Phalangen zu erreichen wäre. Sowohl zur Vis-à-vis-Stellung der Fingerspitzen gegen den Daumen, als zum Umfassen von Objecten ist eine Vertheilung der Beugung auf mehrere Fingergelenke und dadurch bewirkte Abrundung des gebogenen Fingers weit zweckdienlicher, als alleinige Beugung in einem und vollends dem letzten Phalangengelenk. Es lassen sich ferner leicht teleologische Gründe für den Umstand beibringen, dass ausser dem Daumen nur der Zeigefinger in seinen Bewegungen von denen seiner Nachbarn fast völlig unabhängig ist, während dagegen die übrigen Finger, besonders der dritte und vierte, nicht weit gebeugt werden können, ohne dass ihre Nachbarn der Bewegung folgen. Die mechanischen Ursachen dieser Mitbewegungen liegen theils in der straffen Verbindung der Fingerwurzeln, theils in dem Mangel besonderer für je einen Finger bestimmter Beuger und Strecker; die Teleologie sieht in dieser Einrichtung die Bestimmung der drei letzten Finger, gemeinschaftlich als Zangenarm dem Daumen gegenüber gebraucht zu werden, um bei den Tastoperationen gleichzeitig die Eindrücke von möglichst vielen Punkten des Tastobjectes zum Bewusstsein zu bringen, ausgesprochen. Der Nutzen der Ab- und Adductionsfähigkeit der Finger in ihrer Einlenkung am Metacarpusknochen liegt ebenfalls auf der Hand: durch das Spreizen der Finger können wir einerseits die Breite des Zangenarmes, andererseits das Tastgebiet vergrössern, und die Fingerspitzen tastend auf der Oberfläche eines Objectes hin- und herführen. Endlich ist hervorzuheben, wie passend zu gemeinschaftlichem Gebrauch beide Hände angebracht sind; ihre Beugeseiten, nicht die Dorsalseiten sind es, die bei normaler Lage der Arme einander vis-à-vis gestellt sind, die bei der Beugung der Arme im Ellenbogen einander entgegengebogen werden. Diese flüchtige Skizze des Mechanismus der oberen Extremitäten möge genügen.

Wir wenden uns zu den unteren Extremitäten, und schicken der Erörterung ihrer wesentlichsten Thätigkeit, der Gehbewegungen, ebenfalls eine kurze Andeutung ihrer mechanischen Eigenthümlichkeiten

voraus. Die Beine stellen offenbar zwei Stützen dar, bestimmt, den Rumpf mit den anhängenden oberen Extremitäten und den Kopf zu tragen, weichen aber in zwei wesentlichen Punkten von dem Princip, nach welchem wir Tragsäulen zu construiren pflegen, ab. Erstens tragen sie den Rumpf mit seinem Schwerpunkt nicht möglichst niedrig über einer breiten Basis, und zweitens sind sie selbst nicht starr und unbeweglich befestigt. Der Rumpf balancirt auf den Beinen in äusserst labiler Gleichgewichtslage, sein Schwerpunkt liegt verhältnissmässig hoch über der äusserst schmalen Tragbasis, d. i. der Achse, welche die Mittelpunkte der beiden am Becken eingelenkten Oberschenkelköpfe verbindet, um welche er sich mit Leichtigkeit in der Richtung von vorn nach hinten dreht. Die Beine bestehen aus mehreren durch Gelenke miteinander verbundenen Abtheilungen von relativ beträchtlicher Länge und geringem Querschnitt, und können durch Zickzackbeugung in diesen Gelenken mit Leichtigkeit verkürzt werden. So sehr diese Eigenthümlichkeiten dem Begriff der Tragsäulen zu widersprechen scheinen, so wichtig sind dieselben für die Function der Beine, die Ortsbewegung des von ihnen getragenen Körpers zu bewerkstelligen.

Die Basis, mit welcher der Rumpf auf den Säulen ruht, ist ein starrer Knochenring, das Becken, in dessen hinteren Umfang die Wirbelsäule fest eingeklemmt ist. Der Nutzen des Beckens in seiner gegebenen Form und Einrichtung liegt auf der Hand. Abgesehen von seiner Bestimmung als Tragfläche für die Eingeweide, als Ausgangspunkt gewaltiger Muskelmassen zu dienen, bildet es den geeignetsten Verbindungsapparat zwischen dem Rumpf und seinen Trägern; es ist klar, dass bei unmittelbarer Einlenkung der Beine an der Wirbelsäule die Erfüllung ihrer Aufgabe, den Rumpf zu tragen, noch bei Weitem schwieriger geworden wäre. Eine gewisse Länge der oben bezeichneten Tragachse war unumgänglich nothwendig, damit wenigstens in einer Richtung, der Querrichtung, das Balancement erleichtert war, so dass die Aufgabe der Muskelkräfte darauf reducirt werden konnte, das Ueberfallen des Rumpfes nach vorn und hinten zu verhüten. Das Becken hat dieselbe Function wie die Achse, welche die Räder des Wagens verbindet, dem entsprechend ist demselben seine Starrheit unentbehrlich. Es ist zwar das Becken nicht absolut starr, sondern aus mehreren Stücken zusammengesetzt, welche durch nachgiebige Bandmassen untereinander verbunden sind; allein erstens ist an keinem Theile des Beckens eine Beugsamkeit in verticaler Ebene vorhanden, welche begreiflicher Weise der Function desselben am meisten entgegen wäre, zweitens ist die Nachgiebigkeit der Bandverbindungen so gering, dass sie der Last des Rumpfes gegenüber so gut wie absolut fest sind. Wo die Schambeinsymphyse abnormer Weise fehlt, wird der Gang schwankend und unsicher, wo die Kreuzdarmbeinsymphyse zu locker ist, wird Stehen und Gehen unmöglich; ebenso schwierig oder unmöglich ist es, eine Zange, in deren Arme ein langer Stab locker eingeklemmt ist, mit dem Stab auf der Hand zu balanciren, während es ohne Schwierigkeit geht, wenn der Stab in der Zange unbeweglich befestigt, mit ihr zu einem Ganzen verbunden ist.

Für das Balancement des Rumpfes auf den Beinen ist die Stellung des Beckens von besonderer Wichtigkeit; eine gewisse Neigung desselben ist durch die Einfügung der Wirbelsäule in den hintersten Punkt des Knochenringes nothwendig bedingt. Der Rumpf kann auf den Beinen nur balanciren, wenn sein Schwerpunkt senkrecht über der Unterstützungslinie liegt, das vom Schwerpunkt gefällte Loth, die Schwerlinie also die Drehungsachse der Oberschenkelköpfe schneidet. Diese Schwerlinie geht, wie von Weber erwiesen, durch das Promontorium, nicht, wie man sonst meinte, vor demselben weg, ebensowenig, wie Meyer[5] neuerdings nachzuweisen sich bemüht hat, hinter den Dornfortsätzen der Lendenwirbel hinweg (bei welcher Lage ein Balancement absolut unmöglich wäre). Soll diese Schwerlinie die Schenkelachse schneiden, soll der Oberkörper nicht bei jedem Versuch, zu stehen, nach hinten überfallen, so kann das Becken nicht aufrecht mit verticaler Längsachse und geradaussehender Symphyse stehen, sondern muss beträchtlich nach vorn gegen den Horizont geneigt sein. Die Grösse dieser Neigung, die früher allgemein viel zu gering angegeben wurde, ist durch Gebrüder Weber durch die sorgfältigsten Messungen richtig bestimmt worden. Der Winkel, den die obere Beckenöffnung mit dem Horizont bildet, beträgt im Mittel $63^{0}\ 51'$.[6]

Das Hüftgelenk, welches den Oberschenkel mit dem Becken verbindet, gehört zu den sogenannten Nussgelenken; der sphärische Gelenkkopf greift in die halbkuglige Pfanne ein, beide Gelenkflächen haben denselben Halbmesser, die Pfannenfläche liegt daher bei allen Drehungen des Kopfes demselben vollständig an. Das Hüftgelenk bedarf einer grossen Festigkeit, und erhält dieselbe durch folgende Momente. Die Pfanne an sich kann den Kopf nicht zurückhalten, da sie fast genau nur eine Halbkugel bildet,[7] aus welcher daher der Kopf ohne Weiteres herausfallen würde, selbst wenn geringere Lasten als die des freihängenden Beines an ihm zögen. Auch bei aufgestellten Beinen ist es nicht etwa die Last des Körpers, welche die Pfanne dem Kopf andrückt, denn letzterer ist bekanntlich nicht vertical von unten her eingestemmt, sondern ist von der Seite her in die Pfanne gesteckt, indem er an einem nahezu horizontalen Seitenast des Schenkelknochens, dem Schenkelhals, aufsitzt. Ein besonderes Gewicht wird häufig auf das sogenannte *labrum cartilagineum*, einen auf den Pfannenrand aufgehefteten elastischen Ring gelegt; da der knöcherne Pfannenrand so ziemlich dem grössten Kreise der Kugelfläche, nach welcher die Gelenkflächen gekrümmt sind, entspricht, so vergrössert jener Ring die Pfannenfläche etwas über die Halbkugel, und umfasst den Schenkelkopf etwas jenseits seines grössten Durchmessers, hält denselben also vermöge seiner elastischen Kräfte in der Pfanne zurück. Diese elastischen Kräfte sind indessen relativ so gering, dass sie schon durch die Last des Beines überwunden werden, sobald die übrigen fixirenden Momente in Wegfall kommen. Weit richtiger bezeichnen Gebrüder Weber als Bestimmung des elastischen Randes die, als Ventil zu dienen, welches das Eindringen von Flüssigkeiten und Falten der Kapselmembran in den inneren Raum der Pfanne

durch sein festes Anschmiegen an den Gelenkkopf verhütet. Es sind ferner auch nicht die Bänder, nicht die Kapselmembran des Gelenkes, welche den Kopf in der Pfanne zurückhalten, dieselben dienen nur zur Beschränkung gewisser Bewegungen und zur Verhütung der Luxation bei gewissen Extremen der Drehung; es ist endlich auch nicht den über das Gelenk hinweggehenden Muskeln diese Function übertragen. Gebrüder Weber haben den Nachweis geliefert, dass der Druck der atmosphärischen Luft allein ausreicht, die Gelenkflächen aneinandergepresst zu erhalten, und das Gewicht des am Rumpfe hängenden Beines soweit zu äquilibriren, dass die Reibung den pendelartigen Schwingungen des Beines um seine Aufhängung im Hüftgelenk keinen in Betracht kommenden Widerstand entgegensetzt. Wie wichtig für das Gehen letzterer Umstand ist, werden wir unten erörtern. Schnitten Gebr. Weber am Leichnam sämmtliche Muskeln durch, welche das Bein mit dem Rumpf verbinden, so fiel der Kopf doch nicht aus der Pfanne, ebensowenig, wenn sie ausserdem noch die Kapselmembran rings um das ganze Bein durchschnitten; als sie aber die Pfanne selbst anbohrten, fiel das Bein in dem Moment, wo die Bohrerspitze die Pfanne durchbrach, so weit herab, als es das *ligamentum teres* gestattete. Pressten sie den Kopf wieder luftdicht in die Pfanne und verstopften das Bohrloch, so hing das Bein wieder wie vorher. Brachten sie endlich das Becken mit einem Stück des Schenkels bei ganz unversehrter Kapsel unter die Luftpumpe, und pumpten aus, so fiel der Kopf heraus, legte sich aber beim Einlassen der Luft augenblicklich wieder fest in die Pfanne. Hierdurch ist zur Evidenz erwiesen, dass das am Rumpfe hängende Bein lediglich durch den Luftdruck getragen, nur durch diesen der Kopf in der Pfanne erhalten wird. Die Grösse der Kraft, mit welcher die Luft die Gelenkflächen aneinander drückt, ist natürlich gleich dem Gewicht einer Quecksilbersäule von einer dem Barometerstand entsprechenden Höhe, und einem Querschnitt, so gross wie die Berührungsfläche von Kopf und Pfanne. Hieraus berechneten Gebrüder Weber eine Druckgrösse von 12980 Gramm. bei 750 Mm. Barometerhöhe, ein Gewicht, welches dem des Beines nahezu gleich ist, dasselbe also äquilibrirt.

Die Bewegungen des Beines im Hüftgelenk sind der sphärischen Form der Gelenkflächen gemäss ausserordentlich mannigfach der Richtung nach; es kann sich der kuglige Gelenkkopf um alle möglichen durch seinen Mittelpunkt gelegten Achsen drehen; der Umfang der Bewegung dagegen ist nicht in allen Richtungen gleich, fast in keiner Richtung kann das Extrem der Drehung, welches die Grösse der Berührungsfläche an sich gestatten würde, erreicht werden. Es leuchtet ein, dass im Hüftgelenk entweder bei fixirten Beinen der Rumpf um die Schenkelköpfe, oder bei fixirtem Becken die Beine gegen den Rumpf sich drehen können, wir halten uns an letzteren Fall. Die für die Mechanik der Ortsbewegung wichtigste Bewegung der Beine ist die, bei welcher sie sich um die Achse, welche die Mittelpunkte beider Oberschenkelköpfe verbindet, drehen, sich also von hinten nach vorn und umgedreht in einer verticalen Ebene bewegen, welche der Ebene, in der wir uns beim

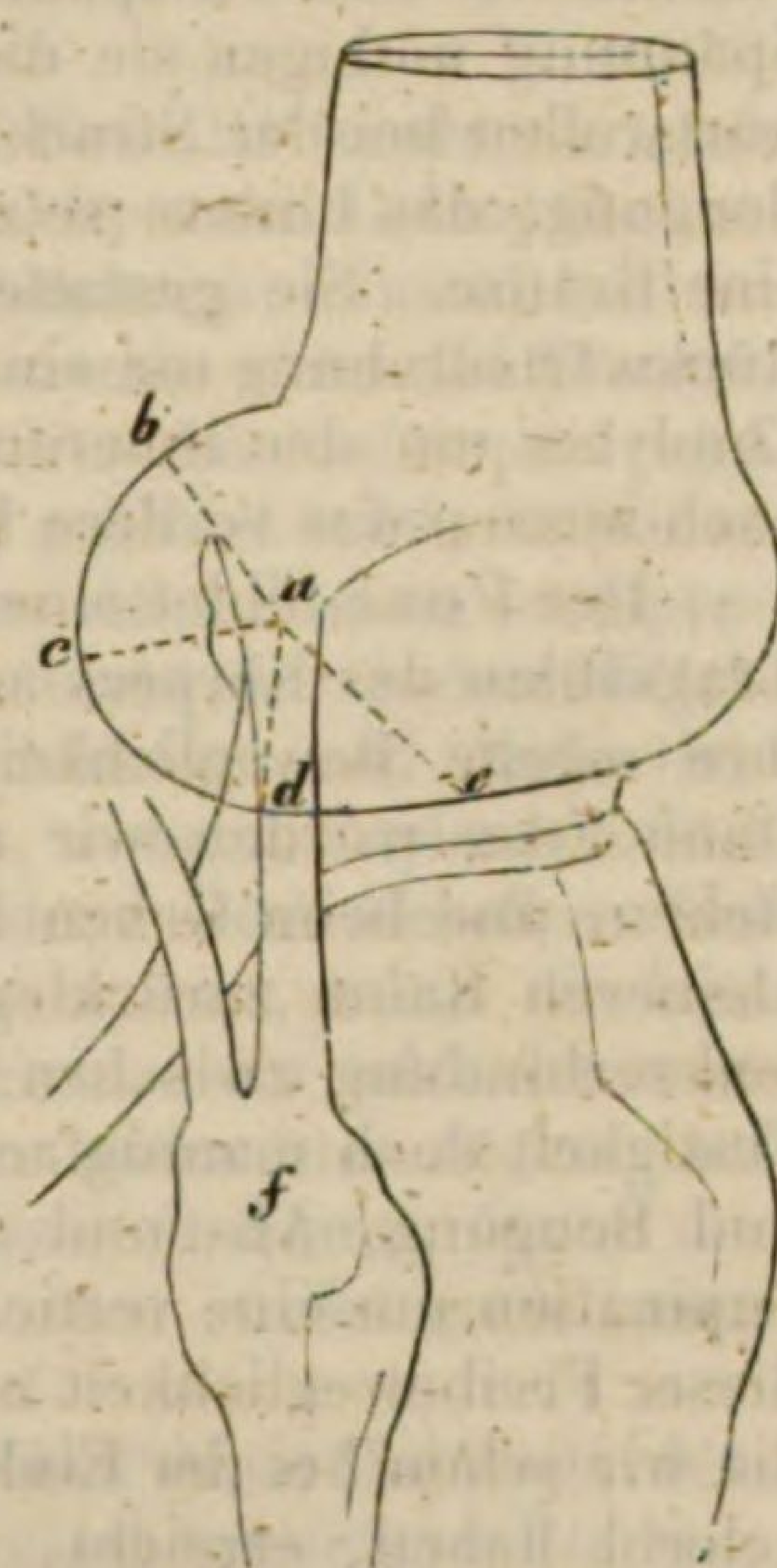
Gehen fortbewegen, nahezu parallel ist. Das Bein schwingt in dieser Richtung wie ein Pendel, ohne durch Muskelkräfte hin- und hergezogen zu werden, sobald es frei herabhängend aus der senkrechten Lage entfernt, und nicht durch Muskeln fixirt wird. Bei völlig aufrechter Stellung des Rumpfes kann das Bein in der genannten Ebene sehr beträchtlich nach vorn, dagegen nur wenig nach hinten aus der verticalen Lage entfernt werden; nach WEBER kommen von der Gesammtdrehung, die etwa einen Bogen von 139° beträgt, mehr als drei Viertheile auf die Beugung nach vorn und knapp ein Viertheil auf die Streckung nach hinten. Je mehr wir den Oberkörper nach vorn beugen, desto mehr kann das Bein auch nach hinten vom Loth entfernt werden, ohne dass natürlich der Winkel, welchen es mit der Wirbelsäule nach hinten bilden kann, vergrössert wird. Während demnach bei aufrechter Stellung des Oberkörpers die Excursionsweite der freien Pendelschwingungen des Beines sehr klein ist, da das Bein auch nach vorn nicht weiter schwingen, als es nach hinten überhaupt abgelenkt werden kann, wächst der Schwingungsbogen mit der Neigung des Oberkörpers gegen den Horizont; beim Gehen, bei welchem beide Beine regelmässig alternirend zu penduliren haben, tragen wir den Rumpf stets nach vorn geneigt. Ab- und Adduction, d. h. Drehung in einer zur Beugungsebene rechtwinkligen, durch die Drehungsachse des Beckens und die Längsachse des Oberschenkels gelegten Ebene ist ebenfalls nicht unbeschränkt. Bei aufrechter Stellung ist zwar das Bein weit abducirbar, aber nur in geringem Grade adducirbar; das *ligamentum teres*, welches in dieser Stellung senkrecht vom Oberschenkelkopf zum Pfannenrand herabgeht, also in der Drehungsebene liegt, hindert durch Spannung, welche die Drehung seines Anheftungspunktes am Schenkelkopf nach oben herbeiführt, sehr bald die Weiterdrehung, während der Abduction spät erst durch Spannung der Kapsel und Muskeln eine Gränze gesetzt wird. Wie wichtig die Beschränkung der Adduction bei aufrechter Stellung für das Gehen, kommt unten zur Sprache. Ist dagegen das Bein gegen das Becken, oder der Oberkörper gegen das Bein im Hüftgelenk gebogen, so ist die Adduction in weitem Umfange gestattet, weil jetzt jenes Band ausserhalb der Drehungsebene liegt. Die Rotation des Oberschenkels um seine Längsachse, bei welcher die Drehungsebene des Gelenkkopfes in allen Lagen des Beines senkrecht zur Längsachse des Oberschenkels liegt, hat auch in gewissen Lagen gewisse Beschränkungen. Ist das Bein rechtwinklig nach vorn gegen das Becken gebogen, so liegt die Ebene, in welcher die Drehung des Kopfes geschieht, senkrecht, in ihr also auch das *ligamentum teres,* welches demnach durch Anspannung eine Rotation des Schenkels nach aussen in dieser Lage verhindert.

Nicht weniger zweckentsprechend als das Hüftgelenk ist auch das Kniegelenk für die Bestimmung der Beine, Tragsäulen des Rumpfes zu bilden, eingerichtet. Das Kniegelenk gestattet weder Bewegungen in allen Richtungen, noch bestimmte Bewegungen bei allen Stellungen der Knochen gegeneinander; die Bewegungen und Beschränkungen sind in jeder Beziehung von der Art, wie sie der Zweck des Beines, den Rumpf

zu tragen und beim Tragen fortzubewegen, erheischt. Vor Allem ist dafür gesorgt, dass in der Lage des Unter- und Oberschenkels gegeneinander, in welcher sie als Stützen fungiren, also in der Geradstreckung, ihre Verbindung eine so feste ist, als wären beide Abtheilungen zu einem starren Ganzen verschmolzen. Jeder Unterschenkel besteht aus einer starken Knochensäule, der Tibia, auf welcher der Oberschenkel beim Stehen zu tragen ist. Bestände dieses Tragen in einem freien Balancement unter Mithülfe von allen Seiten angreifender Muskeln, wäre das Gelenk ein so freies, wie das Schulter- oder Hüftgelenk, so wäre das aufrechte Stehen eine sehr complicirte ermüdende Muskelarbeit, ein wahres Kunststück. Diese Schwierigkeiten sind indessen dadurch beseitigt, dass bei gestrecktem Knie jede seitliche Beugung in demselben und jede Drehung des Unterschenkels um seine Achse nicht gestattet ist, dass ferner keine winklige Beugung nach vorn möglich ist. Es bleibt also in dieser Lage eine einzige Beweglichkeit, die Beugung nach hinten übrig, welche beim Stehen die Streckmuskeln zu verhindern haben, und auch diese Arbeit wird noch wesentlich reducirt, indem wir beim bequemen Stehen dem Rumpf, Ober- und Unterschenkel eine solche Lage geben, dass die Schwerlinie etwas hinter dem Hüftgelenk und etwas vor dem Kniegelenk hinweggeht, die Last des Körpers demnach das Bein in beiden Gelenken nicht zu beugen, sondern weiter zu strecken strebt, was durch den Mechanismus der Gelenke selbst vereitelt wird. Bei gebogenem Knie kann der Unterschenkel auch um seine Längsachse gedreht, pro- und supinirt werden, und zwar in demselben Gelenk, in welchem die Beugung geschieht.

Das Kniegelenk weicht in seiner Einrichtung von allen übrigen ab, es ist weder ein Charnier- noch ein Nussgelenk; das untere Ende des Oberschenkels bewegt sich vielmehr nach Art der Räder auf der Gelenkfläche der Tibia, eigenthümliche Bandapparate reguliren und hemmen diese Bewegungen in der schon angedeuteten Weise. Die Gelenkfläche der Tibia wird durch eine mittlere von vorn nach hinten gehende erhabene Leiste in zwei Hälften getheilt, deren innere sehr schwach concav, beinahe flach ist, während die äussere in der Richtung von hinten nach vorn sogar schwach convex, von rechts nach links ebenfalls sehr schwach concav ist. Das Gelenkende des Oberschenkels dagegen besteht aus den beiden stark convexen, durch einen tiefen von vorn nach hinten gehenden, hinten breiteren Einschnitt getrennten Condylen. Die Gelenkflächen sind in der Querrichtung und in der Richtung von vorn nach hinten so stark gekrümmt, dass sie immer nur mit einem Punkte die Tibialflächen berühren, sind aber in letzterer Richtung nicht sphärisch, sondern mit von vorn nach hinten abnehmendem Halbmesser gekrümmt. Bei der Beugung des Knies rollen die Condylen wie Räder auf den Tibialflächen hin, bei der Streckung nach vorn, bei der Beugung nach hinten, so dass also nicht Drehung um eine unbewegliche Achse stattfindet, sondern die Drehungsachse mit sich selbst parallel zugleich mit den Berührungspunkten verrückt wird. Es ist indessen die Bewegung der Condylen, wie ebenfalls Gebr. Weber erwiesen, nicht ein ganz freies Rollen, sondern

es findet zugleich ein Schleifen, wie bei einem gehemmten Rade statt, und zwar stärker beim inneren als beim äusseren Condylus. Die Hemmungsapparate sind die Bänder des Kniegelenks, welche in allen Lagen das Aneinanderhalten der Gelenkflächen zu sichern haben. Bei der Drehung des Unterschenkels um seine Längsachse in der Beugung verhalten sich die Condylen des Oberschenkels wie die Vorderräder des Wagens beim Umlenken; es findet eine Drehung um eine senkrechte Achse statt, diese Achse liegt aber nicht in der Mitte zwischen beiden Condylen, sondern geht durch den Berührungspunkt des inneren Condylus mit der Tibia, so dass dieser um sich selbst rollt, der äussere dagegen in einem Kreisbogen um ihn als Mittelpunkt herumläuft. Auf das Trefflichste ist von Gebr. Weber die Wirkungsweise der beiden Bänderpaare des Kniegelenks bei diesen Bewegungen erläutert worden. Bei gestrecktem Knie sind es vorzugsweise die starken Seitenbänder, bei gebogenem die Kreuzbänder, welche dem Gelenk seine Festigkeit geben und die Bewegungen theilweise beschränken; die schlaffe Kapsel leistet in diesen Beziehungen nicht das Mindeste. Die beiden Seitenbänder spannen sich bei der Streckung des Knies an, und erschlaffen bei der Beugung, das äussere mehr als das innere; während bei anderen Gelenken, wie bei dem Ellenbogengelenk, die Seitenbänder bei allen Graden der Drehung gleich gespannt bleiben. Der Unterschied ist in der Form der Gelenkflächen und der Anheftung der Seitenbänder begründet. Die Gelenkfläche eines Condylus ist nach Gebr. Weber von hinten nach vorn nicht sphärisch, sondern mit zunehmendem Halbmesser gekrümmt, das hinterste Stück derselben *bd* bildet aber für sich einen Kreisabschnitt, und im Mittelpunkt dieses Kreises *a* ist das Seitenband angeheftet. Bei der Beugung rollt der Condylus, wie wir gesehen haben, auf der Tibialfläche, so dass allmälig die in der Richtung *be* hintereinander liegenden Punkte die Berührungspunkte bilden. So lange zwischen *b* und *d* gelegene Punkte aufruhen, wird die Entfernung der beiden Ansatzpunkte des Seitenbandes *af* nicht geändert, da $ab = ac = ad$, das Band bleibt gleich schlaff; kommen dagegen jenseits *d* gelegene Punkte, wie *e*, zur Berührung, so wird *a* von *f* entfernt, da $ae > ad$, das Band wird mithin gespannt und hindert durch seine wachsende Spannung die Streckung über einen gewissen Punkt hinaus. Die Seitenbänder sind es also, welche das gestreckte Bein zur starren Tragsäule machen, indem sie sowohl die Einknickung nach vorn, als die Drehung des Unterschenkels um seine Längsachse durch ihre elastischen Kräfte verhindern. Das innere und äussere Seitenband verhalten sich in Folge einer etwas verschiedenen



Anheftungsweise nicht ganz gleich. Das äussere Band erschlafft bei der Beugung vollkommener, als das innere, gestattet daher dem äusseren Condylus eine freiere Bewegung, so dass dieser mehr rollt, der innere mehr geschleift wird, und der äussere bei der in der Beugung stattfindenden Supination und Pronation um den unbeweglicheren inneren herumläuft. Eigenthümlich ist der Mechanismus der Kreuzbänder; sie haben die Aufgabe, die Condylen des Oberschenkels in allen Momenten der Beugung auf den Gelenkflächen der Tibia festzuhalten und sie zum Rollen auf letzteren zu nöthigen. Schneidet man sie bei gebogenem Knie, wo die Seitenbänder nicht mehr wirken, durch, so kann man die Condylen auf der Tibia hin- und herschieben; schneidet man dagegen bei gestrecktem Knie die Seitenbänder durch, so können die Kreuzbänder die Knochen nicht mehr zusammenhalten, indem sie unter Drehung des Unterschenkels ihre gekreuzte Lage aufgeben. Das Festhalten der gegenständigen Gelenkenden geschieht nicht durch eine gleichzeitige gleichmässige Anspannung beider Kreuzbänder, weil sie dann, wie die Seitenbänder, die Bewegung selbst hemmen würden, sondern sie sind so angebracht, dass bei der Beugung das vordere Kreuzband erschlafft, das hintere sich spannt, bei der Streckung allmälig das vordere sich spannt, das hintere erschlafft; bei übermässiger Streckung beginnt wieder das hintere sich zu spannen. Auf diese Weise, durch diese successive Spannung nöthigen sie die Condylen zum Rollen, das vordere zum Vorwärtsrollen bei der Streckung, das hintere zum Rückwärtsrollen bei der Beugung; das hintere setzt zugleich durch seine Spannung der Beugung eine Gränze. Sie gestatten Pronation und Supination durch Vor- und Rückwärtsdrehung um einander; die Hemmung der Drehung des äusseren Condylus um den inneren nach innen bewirkt das äussere Seitenband, nach aussen das vordere Kreuzband. [8]

Der Fuss bildet eine verbreiterte, feste Basis, mittelst welcher die Tragsäulen des Körpers auf dem Boden ruhen, welche aber selbst durch ihre eigene Beweglichkeit beim Gehen eine wesentliche Rolle spielt. Ohne Fuss würden wir mit den Beinen so unsicher wie auf Stelzen stehen, und beim Gehen bei gleicher Schrittzahl und Schrittlänge einen kleineren Raum zurücklegen, wie unten erörtert werden soll. Die Gelenkverbindung zwischen Fuss und Unterschenkel gestattet bei grosser Festigkeit doch mannigfache und umfangreiche Bewegungen, Streckung und Beugung, Ab- und Adduction und auch einigermaassen Pro- und Supination um eine verticale der Tibia parallele Achse. Die Vereinigung dieser Freibeweglichkeit mit grosser Festigkeit ist durch eine Einrichtung, die wir schon bei der Einlenkung des Kopfes auf der Wirbelsäule kennen gelernt haben, erreicht, nämlich durch eine Vertheilung der verschiedenen Bewegungsarten auf zwei Gelenke, das Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus, und das Gelenk zwischen Talus und Fuss. In ersterem findet die Beugung und Streckung um eine horizontal von rechts nach links gehende Achse, in letzterem die Ab- und Adduction um eine horizontale von vorn nach hinten gehende Achse, in beiden gemeinschaftlich die Rotation um eine verticale Achse statt. Das Gelenk zwischen

Talus und Unterschenkel ist ein einfaches Charnier, obwohl es eine beschränkte Rotation um die Verticalachse gestattet; ein Durchschnitt durch das Gelenk von vorn nach hinten in der Beugungsebene zeigt beide Gelenkflächen, die convexe des Talus und die concave der Tibia nach einem Kreise mit demselben Mittelpunkt, durch welchen also die Beugungsachse geht, gekrümmt. Der Gelenkcylinder des Talus wird von beiden Seiten, aussen und innen, von den beiden herabreichenden Knöcheln, wie von einer Gabel umfasst, und dadurch sein Ausweichen nach den Seiten, aber auch seine Theilnahme an der Ab- und Adduction im zweiten Gelenk verhindert. Das Aneinanderhalten der Gelenkflächen besorgen auch hier die Seitenbänder, jedoch in etwas anderer Weise als am Kniegelenk; die Beugung wird durch Anspannung der hinteren, die Streckung durch Anspannung der vorderen Bündel der Bänder beschränkt; betrachtet man die Lage des Fusses, bei welcher er einen rechten Winkel mit der Tibia bildet, welche er auch beim Geradstehen auf ebenem Boden nahezu einnimmt, als die normale, so ist von dieser aus der Fuss etwa um ebensoviel Grade nach vorn drehbar (Beugung) als nach hinten (Streckung). Beide Bänder sind nicht in allen Lagen gleich straff, das innere gestattet eine freiere Beweglichkeit, daher auch jene beschränkte Rotation, bei welcher umgekehrt, wie beim Kniegelenk, die senkrechte Achse am äusseren Knöchel liegt, und der innere sich etwas um diesen herumzubewegen vermag.

Die Gelenkverbindung zwischen Talus und Fuss ist wiederum eine ganz eigenthümliche; ersterer berührt letzteren in zwei Gelenkflächen von ganz verschiedenen Form- und Achsenverhältnissen; einmal ruht er mit seinem sphärisch gekrümmten vorderen Fortsatz in einer Art Pfanne, welche vom *os naviculare*, dem vorderen Fortsatz des *calcaneus* und der Sehnenrolle des *musculus tibialis posticus* gebildet wird, zweitens ruht sein Körper mit einer cylindrischen Concavität auf einer entsprechenden Concavität des Calcaneus, deren Achse nicht durch den Mittelpunkt jener sphärischen Gelenkfläche geht. Adduction und Abduction geschieht in letzterer, dies ist aber nur möglich, wenn die cylindrischen Gelenkflächen etwas von einander entfernt werden; sind dieselben fest aneinander gedrückt, wie dies der Fall beim Stehen ist, wenn die Last des Körpers auf dem Fusse ruht, so kann der Fuss nicht adducirt werden.[9] Von der Lage aus, welche der Fuss beim aufrechten Stehen auf ebenem Boden und paralleler Lage beider Füsse einnimmt, kann der Fuss nur adducirt, nicht abducirt, nur nach aussen, nicht nach innen gedreht werden.

Der Fuss selbst stellt ein Gewölbe dar, welches seine Hohlseite dem Boden zukehrt, und auf diesem mit drei im Dreieck gestellten Punkten fest aufruht; diese drei Punkte sind: der Körper des Calcaneus, das Köpfchen des ersten und das des letzten Metatarsusknochen. Obwohl das Gewölbe aus mehreren durch Gelenke mit einander verbundenen Knochen zusammengesetzt ist, wird doch die Abflachung desselben, welche die Last des Körpers herbeizuführen strebt, theils durch die Form der Knochen, theils durch starke Bandapparate verhindert. Von

den drei Stützpunkten des Gewölbes sind zwei der *tuber calcanei* und das erste Mittelfussköpfchen fast unbeweglich, der dritte dagegen, das *capitulum ossis metatarsi quintum*, sehr beweglich, wie H. Meyer hervorhebt, zu dem Zweck, den Fuss leicht den Unebenheiten des Bodens anzupassen. Es steht dasselbe ursprünglich etwas tiefer, als die beiden anderen Punkte, wird daher zuerst aufgesetzt und hebt sich nur so weit, dass die anderen Punkte gleich fest aufstehen. Die Gelenke, welche die Knochen des Mittelfusses verbinden, sind von keiner besonderen Wichtigkeit; H. Meyer [10] unterscheidet als mittleres Fussgelenk die Verbindung zwischen Talus und Calcaneus einerseits und *os cuboideum* mit dem *os naviculare* andererseits, ein Drehgelenk, dessen Achse horizontal durch die Spitze des *os cuboideum* geht. Am vorderen Ende des Mittelfusses sind die gegliederten Zehen eingelenkt, welche zwar morphologische Analoga der Finger sind, keineswegs aber deren Hauptbestimmung, das Greifen, beim Menschen theilen. Auch sie sind als Theile des Gehmechanismus aufzufassen, bestimmt, dem tragenden Bein, welches sich beim Gehen auf die Köpfchen der Mittelfussknochen erhebt, eine sichere, dem Boden leicht anzupassende Unterstützungsfläche zu bilden. Zu diesem Behufe sind die Zehen an den Mittelfussknochen so eingelenkt, dass sie in beträchtlichem Grade in verticaler Ebene gebeugt und gestreckt, in der Streckung auch in horizontaler Ebene abducirt und adducirt werden können, um die Unterstützungsfläche zu verbreitern. Da beim Erheben auf den Ballen die Hauptlast des Körpers auf der Vereinigungsstelle der ersten Zehe mit ihrem Mittelfussknochen ruht, so finden wir hier in den sogenannten Sesambeinchen eine besondere Schutzeinrichtung, eine Art Schuh, in welchem sich das genannte Mittelfussköpfchen gegen die dem Boden fest aufliegende Zehe dreht.

Wir beschränken uns auf diese flüchtige Skizze des Mechanismus der menschlichen Bewegungsmaschine; wenn wir hierbei der Teleologie einen weiten Spielraum eingeräumt haben, so geschah es, weil sie uns unzweifelhaft als die beste Führerin zum Verständniss des complicirten Werkes erschien, also aus demselben Grunde, aus welchem wir das Getriebe jeder von Menschenhand gefertigten Maschine dem Laien am klarsten und kürzesten von den Zwecken derselben ausgehend zu erläutern pflegen.

[1] Das Grundwerk der Mechanik des menschlichen Körpers ist ohnstreitig: Wilhelm und Ed. Weber, *Mechanik der menschl. Gehwerkzeuge, nebst Atlas*, Göttingen 1836, welches wir daher auch durchgängig der vorstehenden Skizze zu Grunde gelegt haben. Einige wichtige Zuthaten und abweichende Ergebnisse späterer Forschungen kommen noch unten bei Betrachtung der Mechanik des Gehens und Stehens zur Sprache. — [2] Gebr. Weber stellen die Form der Wirbelsäule als Resultat der verschiedenen Höhe der verschiedenen Wirbelkörper und Zwischenwirbelknorpel dar. Sie maassen die Höhe aller einzelnen an ihren vorderen und hinteren Flächen, und fanden die Summen der Unterschiede der vorderen gegen die hinteren Höhen wie folgt:

	der Wirbelkörper Höhe	der Wirbelknorpel Höhe	Summa
am Halse	+ 1,3	+ 7,8	+ 9,1
am Rücken	— 13,3	— 9,2	— 22,5
an den Lenden	+ 6,7	+ 21,1	+ 27,8

woraus hervorgeht, dass die Krümmung der Wirbelsäule am Halse und an den Lenden vorzugsweise von der Gestalt der Knorpel, am Rücken dagegen von der Keilform der Wirbelkörper herrührt. MEYER (a. a. O. pag. 60) bezeichnet diese Berechnung als eine müssige, da ursprünglich nur eine Compression der Zwischenknorpel mit der Entstehung der Krümmung verbunden sei, constante Differenzen der vorderen und hinteren Höhe der Wirbelkörper aber nur am untersten Lendenwirbel zu finden seien. H. MEYER und FR. HORNER (*über die normale Krümmung der Wirbelsäule*, MUELLER's *Arch.* 1854, pag. 478) betrachten die WEBER'sche Darstellung der Krümmung der Wirbelsäule nicht als die normale, wie sie im Lebenden vorhanden ist. Sie machen der Methode, nach welcher WEBER jenen Abdruck erhalten hat, den Vorwurf, dass dabei wichtige, im Leben auf die Gestalt der Wirbelsäule wirkende Momente, wie die Schwere der überliegenden und anhängenden Theile, die Contractilität und Elasticität der Muskeln in Wegfall gekommen seien, dass ausserdem durch Hervorquellen der Bandscheiben nach der Durchsägung Gestaltveränderungen hätten entstehen können. Dieser Vorwurf ist in den Hauptpunkten sicherlich ungegründet, der letzte Theil des Einwandes geradezu undenkbar, da ja die Durchsägung erst nach vollständiger Fixirung durch den erhärteten Gyps vorgenommen wurde. Wir möchten dagegen behaupten, dass die Darstellung der Form und Stellung der Wirbelsäule, wie sie HORNER und MEYER geben, unmöglich ganz den normalen Verhältnissen im lebenden Körper entsprechen kann; die Data, welche die genannten Verfasser ihrer Construction der Wirbelsäulenform und Stellung zu Grunde legen, dürften erheblichere Fehler mit sich bringen, als die WEBER'sche Methode in Verbindung mit den mechanischen Grundsätzen auf welche letzterer seine die Stellung betreffenden Angaben basirt. Nach MEYER's und HORNER's Darstellung geht bei der natürlichen Haltung der Wirbelsäule im aufrechten Stehen eine von der Drehachse des Atlas aus gefällte Verticale durch den 6. Halswirbel, durch den 9. Brustwirbel und durch den Einknickungspunkt des dritten Kreuzbeinwirbels, demnach enorm weit hinter dem Mittelpunkt der Pfanne des Hüftgelenkes weg, während nach WEBER dieselbe Verticale durch das Promontorium und den Pfannenmittelpunkt geht. Nach WEBER liegt der Schwerpunkt des Rumpfes beträchtlich vor der Wirbelsäule in der Höhe des Schwertfortsatzes, nach HORNER soll er in den vorderen Rand des Körpers des 9. Brustwirbels fallen. Die grossen Differenzen der beiden entgegenstehenden Angaben zeigen sich am besten bei einer Vergleichung der entsprechenden Abbildungen. Eine ausführliche Kritik der Grundlagen, auf welchen die Darstellung von HORNER und MEYER ruht, würde uns hier zu weit führen. Nur ein kleiner Theil der Differenzen erklärt sich aus dem Umstand, dass die WEBER'sche Darstellung auf der Voraussetzung fusst, dass der Rumpf auf den Schenkelköpfen balancirt, während HORNER und MEYER die Verhältnisse beim bequemen, ungezwungenen Stehen, wobei ein vom Rumpfschwerpunkt gefälltes Loth hinter der Drehungsachse der Oberschenkelköpfe hinweggeht, zu Grunde legen. Der von HORNER gegebene Nachweis, dass die Krümmungen beim Embryo nicht vorhanden sind, und erst allmälig durch Muskelzug und Belastung entstehen, ist nicht anzufechten; sicher aber werden die so entstandenen Krümmungen im Erwachsenen bleibend und so weit fest, dass eine Entfernung der Muskeln eine sehr erhebliche Aenderung und noch dazu im Sinne einer Vorwärtskrümmung nicht bedingen kann. Um diese Aenderung nachzuweisen, hätte HORNER seine vergleichenden Messungen an einer und derselben Wirbelsäule einmal mit, das andere Mal ohne Muskeln anstellen müssen, nicht aber an verschiedenen, und noch dazu an in frischem Zustande getheilten. — [3] Es ist hier am Orte, auf ein interessantes Gesetz aufmerksam zu machen, welches ebenfalls ED. WEBER, *über d. Längenverhältnisse d. Fleischfasern d. Muskeln*, *Ber. d. Verh. d. Sächs. Akad.* 1851, pag. 63, festgestellt hat. Ein Blick auf die Musculatur des Körpers und ganz besonders des Rumpfes überzeugt uns, von wie ausserordentlich verschiedener Länge die Fasern der verschiedenen Muskeln sind. Es liess sich von vornherein erwarten, dass dieser Umstand nicht zufällig ist, sondern dass die Länge durch irgend ein Moment gesetzmässig bedingt wird; es liegt aber auch auf der Hand, dass dieses Moment nicht etwa blos die Entfernung der beiden Ansatzpunkte eines Muskels sein kann, da ja eine Vergrösserung dieser Entfernung ebensogut durch eine Verlängerung der Sehnenfasern compensirt werden kann, und in Wirklichkeit Muskeln von sehr entfernten Endpunkten oft kürzere Fleischfasern, als solche von relativ nahen Ansätzen haben. Es muss demnach das bestimmende Moment in Beziehung zur Function der Fleischfasern als activer Bewegungswerkzeuge den passiven Sehnen gegenüber stehen. Nach WEBER's Untersuchungen hängt die Länge der Fleischfasern von der Grösse der Bewegung, die sie hervorzubringen im Stande sind, also von der Grösse der Annäherung ihrer Ansatzpunkte ab, steht zu dieser bei allen Muskeln in einem und demselben constanten Ver-

hältniss. „Alle Muskeln sind, ohngeachtet die Länge ihrer Fasern von 5 bis 453 Millimeter differirt, doch einem und demselben Verhältniss proportional lang gemacht, dem Verhältniss der Verkürzung, die sie durch Annäherung ihrer Befestigungspunkte bei der Bewegung der Glieder erfahren," lautet WEBER's Gesetz. Dieses Verhältniss ist durchweg fast genau 2 : 1, d. h. die grösstmögliche Verkürzung eines Muskels in seiner natürlichen Anheftung beträgt fast genau die Hälfte seiner Faserlänge. Dieses durch wiederholte Messungen an allen Muskeln eines Leichnams von WEBER constatirte Gesetz leuchtet schon aus oberflächlichen Betrachtungen ein, z. B. aus einem Vergleich des *musc. deltoideus*, bei welchem die ganze Entfernung der Ansatzpunkte durch die Länge der Fleischfasern ausgefüllt ist, mit dem Semitendinosus oder Gastrocnemicus, welcher bei grossem Abstand der Endpunkte nur kurze Fleischfasern hat. Wir können hier unmöglich alle Zahlen der WEBER'schen Messungen wiedergeben, beschränken uns daher auf einige Beispiele. An dem Fasercomplex, der als *multifidus spinae* und *semispinalis* beschrieben wird, wächst die Faserlänge der einzelnen Bündel mit der Zahl der Wirbel, über welche sie hinweggespannt sind, proportional: ist dagegen der eine Ansatzpunkt an dem weit beweglicheren Kopf, so ist auch die Länge beträchtlicher, als bei einem die gleiche Anzahl Wirbel überspannenden Rückgratmuskel. Bei sämmtlichen Streckmuskeln des Ellenbogengelenkes beträgt das Verhältniss der Länge zur Verkürzung, obwohl die Länge von 105—29 Millim. differirt, im Mittel 1 : 0,469. Bei den Beugern, deren Länge zwischen 253 und 44 Millim. schwankt, 1 : 0,528; bei den Beugern und Streckern des Handgelenkes 1 : 0,518. Ueberspannt und bewegt ein Muskel mehrere Gelenke zugleich, so fällt das Verhältniss etwas kleiner aus, so bei den langen Fingermuskeln 1 : 0,682. Dasselbe wiederholt sich am Bein. — [4] Diese WEBER'sche Auffassung der Rumpfmusculatur verdanke ich vorläufiger Privatmittheilung und Demonstrationen an den betreffenden Präparaten. Eine Andeutung einer ähnlichen systematischen Auffassung findet sich auch bei H. MEYER, indessen mit wesentlichen und unseres Erachtens irrigen Abweichungen; vergl. H. MEYER a. a. O. pag. 180. — [5] H. MEYER ebend. pag. 56, *Fig.* 11, u. MUELLER's *Arch.* 1854, pag. 478. — [6] Vergl. J. C. NAEGELE, *das weibl. Becken in Bezug auf seine Stellung u. s. w.*, Karlsruhe 1825. Um jedem Becken augenblicklich die richtige Neigung gegen den Horizont zu geben, hat man sich nur zu merken, dass die *incisura acetabuli* stets gerade nach unten sieht, vertical unter dem ideellen Durchgangspunkt der oben bezeichneten Achse durch die Pfanne liegt. — [7] Die Pfanne bildet nicht einmal eine vollständige Halbkugel; durchsägten Gebr. WEBER das Gelenk in verschiedenen Richtungen, jedoch stets durch den Mittelpunkt der Kugelfläche, so ergab sich, dass von hinten nach vorn die Pfanne die grösste Ausdehnung besitzt, der Schnittrand gerade einen Halbkreis, in allen anderen Richtungen ihr Umfang aber weniger als 180° beträgt. — [8] H. MEYER (*die Mechanik des Kniegelenkes*, MUELLER's *Arch.* 1853, pag. 497) weicht in der Beschreibung des Kniegelenkes in einigen Punkten von WEBER's Darstellung ab. Erstens ist nach ihm die Profilcurve der Oberschenkelcondylen nicht eine Spirale mit stetig zunehmendem Halbmesser, sondern aus zwei Kreisabschnitten von verschiedenem Radius zusammengesetzt; zweitens hat die vordere Abtheilung des inneren Condylus eine abweichende Gestalt und Krümmung, die wir unten noch besonders mittheilen werden (s. S. 1119, Anm. 2). — [9] Nach LUDWIG's Darstellung der Fussgelenke (*Physiologie* Bd. I. pag. 387) kann die Adduction des Fusses auch geschehen, wenn die Last des Körpers auf demselben ruht; sie wird unmöglich bei starker Beugung des Fusses, gleichviel ob der Körper darauf ruht oder nicht. — [10] Vergl. H. MEYER a. a. O. pag. 138.

VOM STEHEN.

§. 268.

Das aufrechte Stehen[1] des Menschen beruht darauf, dass die Tragsäulen des Körpers, die Beine, den Rumpf in solcher Lage tragen, dass sein Schwerpunkt senkrecht über der Tragbasis, also über irgend einem Punkte des von den aufstehenden Füssen umschlossenen Raumes erhalten wird. Diese wesentliche Bedingung kann auf verschiedene Weise erfüllt werden, entweder durch ein ziemlich complicirtes, durch

Muskeln ausgeführtes Balancement, oder auf die schon oben angedeutete bequemere Weise mit Benutzung gewisser mechanischer Vortheile in den Gelenkeinrichtungen der Hüfte und des Knies. In ersterem Falle kommt es darauf an, dass von den übereinander gelegenen beweglich verbundenen Abtheilungen der Beine eine die andere, der Fuss den Unterschenkel, der Unterschenkel den Oberschenkel seiner Seite und beide Oberschenkel endlich den Rumpf balancirend tragen, d. h. also dass eine durch den Schwerpunkt des Rumpfes gelegte Verticalebene nicht allein durch die Drehachse der Oberschenkelköpfe im Becken, sondern ebenso durch die Drehachsen der Oberschenkelachsen auf der Tibia jeder Seite und die Drehachsen der Fussgelenke gehen. Wie schwierig ein solches Balancement nicht allein durch die Zahl der senkrecht aufeinander zu tragenden Abtheilungen, sondern auch durch den Umstand, dass jede Abtheilung auf der folgenden nur mit einer Linie in äusserst labilem Gleichgewicht aufruht, gemacht wird, liegt auf der Hand. Da die geringste Verrückung einer der Abtheilungen aus der bezeichneten Ebene ein Umfallen des Körpers herbeiführen müsste, da solche Verrückungen aber sehr leicht eintreten, vor Allem durch die Verrückungen des Rumpfschwerpunktes, die jede Bewegung der Arme, jede Veränderung der Lage der Eingeweide mit sich bringt, bedingt sind, so erfordert diese Art des Stehens eine rastlose Thätigkeit der Muskeln, insbesondere der antagonistischen Strecker und Beuger der einzelnen Gelenke zur Verhütung und exacten Ausgleichung jeder solchen Verrückung. Eine derartige complicirte und continuirliche Muskelthätigkeit macht aber das aufrechte Stehen zu einer ebenso schwierigen als ermüdenden Arbeit, zu einer weit ermüdenderen, als das Gehen, bei welcher in regelmässigem, rhythmischem Wechsel Ruhe und Thätigkeit bestimmter Muskelgruppen alterniren. Glücklicher Weise ist jene wesentliche Bedingung, die Erhaltung des Rumpfschwerpunktes über dem von den Füssen umschlossenen Raume, noch auf einfachere, weniger schwierige und ermüdende Weise zu erfüllen; eine genaue Untersuchung der Verhältnisse beim natürlichen ungezwungenen Stehen lehrt, dass die Verwendung von Muskelkräften zur Aufrechterhaltung des Körpers möglichst beschränkt ist, und dass die unentbehrliche Muskelthätigkeit so einfach und einseitig wie möglich gemacht ist; ersteres geschieht, indem statt der Muskelkräfte als fixirende Momente theilweise Gelenkhemmungen durch gespannte Bänder oder Aneinanderdrückung von Flächen verwendet werden, letzteres, indem die einzelnen Abtheilungen so gegeneinander gestellt werden, dass die Muskeln nur das Ueberfallen in einer einzigen bestimmten Richtung zu verhüten haben. Dies ist auf folgende Weise erreicht.

Zum Verständniss der Mechanik des Stehens ist vor Allem die Kenntniss der Lage des Schwerpunktes des Körpers und des Rumpfes insbesondere, welcher durch die gesteiften Beine senkrecht über der Unterstützungsfläche zu erhalten ist, nothwendig erforderlich. Dass dieser Schwerpunkt kein anatomisch bestimmter, unter allen Verhältnissen constanter Punkt sein kann, versteht sich von selbst. Abgesehen davon, dass derselbe bei verschiedenen Individuen auch unter gleichen

Verhältnissen, je nach dem Bau des Rumpfes eine verschiedene Lage haben muss, ändert derselbe auch bei demselben Individuum mit jeder Formveränderung des Rumpfes, mit jeder Stellungsänderung des Kopfes und der oberen Extremitäten, ja mit jeder Veränderung der Lage und Füllung der Eingeweide, vielleicht mit jedem Herzschlag seine Lage. Es kann sich also nur darum handeln, für bestimmte Voraussetzungen ohngefähr die Lage des Schwerpunktes auszumitteln. Dies ist zuerst von Ed. Weber geschehen;[2] die Weber'sche Bestimmung gilt für den Fall, dass der Kopf aufrecht auf gestreckter Wirbelsäule balancirt und die Arme in natürlicher Lage schlaff am Oberkörper herabhängen. Unter diesen Verhältnissen liegt der Schwerpunkt des Rumpfes ohngefähr auf der Höhe des *processus xyphoideus* des Brustbeins vor der Wirbelsäule an der Stelle, an welcher eine durch die Mitte des Promontoriums und die Drehungsachse des Kopfes auf dem Atlas gelegte Verticale jene durch den Schwertfortsatz gehende Horizontalebene schneidet. Die Bestimmung der Höhe des Schwerpunktes ist eine directe, die seines Abstandes von der Wirbelsäule eine indirecte, gegründet auf die Voraussetzung, dass er beim Balanciren des Rumpfes auf den Schenkelköpfen in dem Loth, welches auf der Mitte der Drehungsachse derselben errichtet wird, liegen muss. Dieses Loth, die Schwerlinie des Rumpfes, geht durch das Ende und den Anfang der Wirbelsäule an den bezeichneten Stellen. Bei dieser verhältnissmässig hohen Lage des Rumpfschwerpunktes über der Drehungsachse der Schenkelköpfe ist es begreiflich, dass das Balancement des Rumpfes über dieser Achse ziemlich schwierig und unsicher ist, etwa eben so unsicher und nur durch fortwährende Aequilibrirungsthätigkeit der Muskeln ausführbar, wie das Balancement des ganzen Körpers auf einem Seile (Meyer). Wir benutzen daher beim ungezwungenen Stehen zur Fixirung des Rumpfes auf den Beinen, die wir vorläufig als starre in dem Boden festgewurzelte Stützen betrachten, die Anspannung des *ligamentum superius* des Hüftgelenkes. Dies geschieht, indem wir den Rumpf gegen die Oberschenkel nach hinten beugen, so dass ein vom Schwerpunkt gefälltes Loth nicht durch die Drehachse der Oberschenkel geht, sondern h i n t e r dieselbe fällt. In dieser Lage strebt natürlich das mechanische Moment der Schwere des Rumpfes denselben nach hinten überfallen zu machen; das *ligamentum superius*, welches, wie wir oben sahen, die Streckung beschränkt, verhindert dies durch seine Spannung. Dass dem so ist, lässt sich leicht zur Anschauung bringen. Betrachtet man einen aufrecht stehenden Menschen im Profil, und hält ein Bleiloth so, dass es die Mitte des Brustkorbes, in welcher der Schwerpunkt liegt, deckt, so geht dasselbe nicht an den Trochantern vorbei, sondern fällt mehrere Finger breit hinter dieselben, also hinter die Drehungsachse des Rumpfes im Hüftgelenk. Auf diese Weise wird also der Rumpf ohne alle Muskelthätigkeit auf den Beinen erhalten, und zwar sind ihm bei dieser Unterstützung ohne Störung der Sicherheit Verrückungen des Schwerpunktes in grösserem Umfange gestattet. Eine Gegenwirkung der Muskeln wird erst nöthig, wenn der Schwerpunkt so weit nach vorn geschoben ist, dass ein von ihm gefälltes Loth vor die

Drehachse der Schenkelköpfe fällt, der Rumpf also vorn überzufallen strebt. Betrachten wir nun weiter den Rumpf mit den Beinen bei der beschriebenen Streckung im Hüftgelenk als ein starres Ganzes mit gemeinschaftlichem Schwerpunkt, so haben wir zu untersuchen, wie dieses Ganze auf den Unterlagen der Beine, den Füssen, in aufrechter Stellung fixirt wird. Hierüber verdanken wir H. MEYER gründliche Aufschlüsse. Denken wir uns zunächst die beiden Rollen des Astragalus, auf welchen die Unterschenkel eingelenkt sind, so gelagert, dass die Drehachsen beider eine gerade Linie bilden, so kommt es darauf an, die Drehung der Beine mit dem Rumpf um diese gemeinschaftliche Achse nach vorn und nach hinten zu verhüten. Das Balancement des Körpers auf den Füssen, welches hergestellt ist, wenn der nach WEBER in das Promontorium fallende gemeinschaftliche Schwerpunkt des Rumpfes und der Beine senkrecht über der Drehachse steht, ist ebenso labil, als das des Rumpfes auf den Oberschenkeln; es müssen daher fortwährend Correctionsmittel in Bereitschaft sein, jede Verrückung des Schwerpunktes vor oder hinter die Achse zu compensiren. Diese Correctionsmittel bestehen nach MEYER erstens in der Möglichkeit, den gemeinschaftlichen Schwerpunkt des Körpers zu verändern, sei es durch Formveränderung des Rumpfes, Lageveränderung der Arme oder des Kopfes, oder Beugung und Streckung des Rumpfes im Hüftgelenk, zweitens in der Wirkung der antagonistischen Muskelgruppen, welche den Unterschenkel und mit ihm den in starrem Zusammenhang gedachten ganzen Körper um jene Fussdrehachse nach vorn beugen und nach hinten strecken. Betrachten wir diese Muskeln, so sehen wir, dass die ungleich grössere Masse und Kraft auf Seite der Strecker, die weit geringere auf Seite der Beuger ist; das Gewicht der ersteren beträgt nach WEBER 1052, das der letzteren nur 208 Gramm; sie verhalten sich also wie 5 : 1. Es sind demnach gewaltigere Mittel zur Verhütung des Ueberfallens nach vorn als nach hinten vorhanden, dem entsprechend pflegen wir beim Stehen den Schwerpunkt etwas vor jene Achse zu legen, so dass eine geringe Anstrengung der Streckmuskeln den Körper im Fussgelenk ebenso fixirt erhält, wie die Spannung des *ligamentum superius* den Rumpf im Hüftgelenk. Das Uebergewicht auf Seite der Streckmuskeln ist aber auch darum von besonderer Wichtigkeit, weil Verrückungen des Schwerpunktes nach vorn ungleich häufiger und beträchtlicher durch Vorneigen des Kopfes und Vorstrecken der Arme herbeigeführt werden, als Verrückung nach hinten. Im Vorhergehenden war die Voraussetzung gemacht, dass die Drehungsachsen beider Unterschenkel gegen die Füsse zu einer gemeinschaftlichen verbunden wären, dies ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall, es finden sich vielmehr im Verhalten der beiden Fussgelenke zwei andere Momente, welche jene anstrengende und Aufmerksamkeit erfordernde Aequilibrirungsarbeit der Wadenmuskeln wesentlich erleichtern, zum grossen Theil entbehrlich machen. Das wichtigste dieser Momente ist nach MEYER der Umstand, dass die Flexionsebenen beider Astragali nicht parallel gerichtet sind, sondern nach vorn divergiren, indem die Achsen, um welche beide Unterschenkel sich drehen, nach vorn convergiren;

und zwar bilden schon bei parallel gestellten Füssen die Flexionsebenen beider Astragali einen Winkel von 50°, bei Auswärtsstellung aber natürlich einen noch grösseren. Um die Flexionsebenen parallel zu machen, und damit die obige Voraussetzung einer gemeinschaftlichen Drehachse, um die sich beide Beine mit dem Rumpf nach vorn und hinten drehen könnten, zu erfüllen, bedarf es einer beträchtlichen Einwärtsstellung der Füsse. Es leuchtet ein, dass, so lange der Rumpf und beide Beine wirklich ein starres Ganze bilden, eine Beugung dieses Ganzen um die beiden convergirenden Astragalusachsen nicht stattfinden kann; dieselbe wird nur bei gleichzeitiger Beugung der Kniee möglich. Als zweites fixirendes Moment für die Beine im Fussgelenk hat Meyer die Gestalt der Astragalusrolle verbunden mit der Rotation des Unterschenkels im Fussgelenk erwiesen. Die beiden Flächen, welche nach innen und aussen die cylindrische Rolle des Astragalus begränzen, sind nicht parallel: während die äussere senkrecht auf der Achse des Cylinders steht, bildet die innere einen Winkel mit derselben in der Art, dass die Gelenkfläche vorn nach den Zehen zu breiter, als hinten nach der Ferse zu ist. Nun kann nach Meyer's Untersuchungen die von den beiden Knöcheln gebildete Gabel, welche den Astragalus umfasst, durch eine Drehbewegung der Tibia gegen die Fibula enger und weiter gemacht werden. Es ist nämlich die Fläche der Tibia, an welche das Wadenbein angeheftet ist, nach einem grösseren Halbmesser gekrümmt, als die anliegende Fibularfläche, ausserdem die auf der Cylinderfläche des Astragalus liegende Fläche der Tibia wie erstere hinten schmäler als vorn. Wird nun durch eine Drehung der Tibia gegen die Fibula der hintere Rand des äusseren Knöchels an den hinteren Rand der *incisura fibularis* der Tibia angepresst, so wird die Gabel in ihrem hinteren Theile begreiflicher Weise so eng, dass sie über den vorderen breiteren Theil der Astragalusrolle nicht mehr hinweggeht, letztere also fest zwischen sich einklemmt, wodurch natürlich das Ueberfallen des Beines mit dem Rumpf nach vorn verhindert wird. Die hierzu erforderliche Drehung der Tibia gegen die Fibula tritt nun nach Meyer beim Stehen von selbst ein, indem das ganze Bein um die am Astragalus feststehende Fibula etwas nach innen rotirt wird, theils durch die in diesem Sinne wirkende Spannung des *ligamentum superius*, theils durch die Rotation der Tibia am Oberschenkel, welche Meyer durch die Verhältnisse des Kniegelenkes bedingt nachweist. Aus dem Entwickelten geht hervor, dass sich eine Anzahl von Momenten vereinigen, die Fixirung des Körpers im Fussgelenk zu bewirken, ohne dass der Muskelthätigkeit dabei eine schwierige und anstrengende Rolle zuertheilt ist.

Weiter haben wir zu untersuchen, auf welche Weise die im Vorhergehenden vorausgesetzte Steifung des Beines im Kniegelenk zu Stande gebracht wird. Die Fixirung kann natürlich auch hier durch eine äquilibrirende Thätigkeit antagonistischer Muskeln bewirkt werden, wir finden aber auch hier Momente, welche diese anstrengende Thätigkeit erleichtern und theilweise ersparen. Das einfachste Mittel, die Beine im Kniegelenk starr zu machen, ist von Weber angegeben; es ist dasselbe dem zur Steifung des Hüftgelenkes benutzten ganz analog. Wir haben

gesehen, dass das Kniegelenk nur wenig über die gerade Linie hinaus gestreckt werden kann, indem namentlich die Seitenbänder eine weitere Streckung verhindern; bringen wir daher die Kniee in das Extrem der Streckung und stellen die Beine so, dass die Schwerlinie des Rumpfes etwas vor die Drehungsachsen derselben fällt, so sucht die Last des Rumpfes die Streckung zu vermehren, da dies nicht möglich ist, wird auf diese Weise das Gesuchte geleistet, das Bein in gestreckter Lage gesteift erhalten. MEYER läugnet, dass dieses Mittel beim gewöhnlichen Stehen in Anwendung komme, indem nach seinen Beobachtungen die Schwerlinie nicht vor, sondern etwas hinter die Drehachse der Kniegelenke falle, so dass die Last des Rumpfes (wenn auch mit geringem Kraftmoment) die Kniee zu beugen strebe, und die gesuchten fixirenden Momente diese beugende Wirkung überwinden müssen. Das wichtigste Moment sucht MEYER wiederum in der Spannung des *ligamentum superius* des Hüftgelenkes, welches einen nach innen rotirenden Druck auf den Oberschenkel ausübt, und dadurch der Rotation nach aussen, ohne welche eine Beugung im Kniegelenk nicht stattfinden kann, entgegenwirkt. Ein zweites Moment soll die Spannung des von ihm so benannten *ligamentum ileo-tibeale*, d. h. eines continuirlichen dicken Bandes der *fascia lata*, welches von der *spina anterior superior* des Darmbeines zu einem Höcker an der vorderen Fläche des *condylus externus* der Tibia geht, bilden. Durch die Streckung im Hüftgelenk soll dieses Band gespannt werden, und in der Spannung seinem Ansatz gemäss einen streckenden Zug auf das Kniegelenk ausüben, mithin der Beugung durch die Last des Rumpfes entgegenwirken.

Von der Bedeutung des Fusses für das Stehen, und seinen damit in Verbindung stehenden mechanischen Einrichtungen ist bereits oben die Rede gewesen.

[1] Vergl. ausser dem Werk von Gebr. WEBER insbesondere H. MEYER, *das aufrechte Stehen, erster Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüstes*, MUELLER's *Arch.* 1853, pag. 9, und die folgenden Beiträge, ebendas. pag. 368 u. 497. — [2] WEBER a. a. O. pag. 113. Die Bestimmung der Lage des Schwerpunktes wurde in folgender Weise ausgeführt. Ein langes Bret wurde horizontal auf die Kante eines quergelegten verticalen Bretes so aufgelegt, dass es darauf balancirte. Auf dieses Bret wurden mit dem Rücken der Länge nach theils lebende Personen, theils Leichname gelegt, und dieselben so lange auf dem Bret in der Längsrichtung verschoben, bis das Bret mit ihnen im Gleichgewicht war, oder eben nach der einen Seite umschlug. Der Schwerpunkt des ganzen Körpers musste bei hergestelltem Gleichgewicht in einer durch die Drehungsachse des Bretes gelegten Verticalebene sich befinden. Gebr. WEBER erhielten folgende Resultate. Bei einem 1669,2 Millimeter langen Manne betrug

der Abstand des Schwerpunktes	vom Scheitel	721,5 Mm.
,, ,, ,, ,,	von der Ferse	947,7 ,,
,, ,, ,, ,,	von der Drehungsachse des Hüftgelenkes	87,7 ,,
,, ,, ,, ,,	vom Promontorium	8,7 ,,

Bei einem Leichnam rückte der Schwerpunkt nach Abnahme eines Beines in die Höhe des Nabels, nach Abnahme beider Beine in die Höhe des Schwertfortsatzes. H. MEYER (a. a. O. pag. 518) macht der WEBER'schen Bestimmung des Schwerpunktes des gesammten Körpers den Vorwurf, dass sie sich nur auf die Durchschnittslinie zweier Ebenen gründe, während die Lage eines Punktes im Raume nur durch drei Ebenen bestimmt werden könne. Gebr. WEBER bestimmten direct die horizontale Ebene, in welcher er liegen muss, durch den eben beschriebenen Versuch, und nahmen ausserdem an,

dass er in der senkrechten Mittelebene des Körpers liegen müsse; diese beiden Ebenen schneiden sich in einer Linie, in welcher der Schwerpunkt gelegen sein muss. Um ihn direct zu bestimmen, um zu finden, wie weit nach vorn oder nach hinten er liegt, bedarf es einer dritten Bestimmung, nämlich der senkrechten Querebene, in welcher er gelegen sein muss. MEYER verwendete zu dieser Bestimmung seine sorgfältigen Messungen der Winkel, um welche im aufrechten Stehen der Rumpf mit den steifen Beinen im Fussgelenk nach rückwärts und nach vorwärts gedreht werden kann, bis die Schwerlinie hinter die Verbindungslinie der hinteren Fersenränder und vor die Verbindungslinie der ersten Metatarsusköpfchen fällt, also ein Umfallen nach hinten, oder Erhebung auf die Zehen eintritt. Letzteres geschieht bei einer Vorwärtsneigung im Fussgelenk um 7°, ersteres bei einer Rückwärtsneigung um 4° 9'; der Abstand der genannten Verbindungslinien beträgt 17,5 Cm. Damit also der Schwerpunkt eine horizontale Verschiebung von 17,5 Cm. erfahre, muss eine von ihm zur Verbindungslinie beider äusserer Knöchel gezogene Linie (die „Knöchel-Schwerpunktslinie") eine Drehung von 11° 9' ausführen; sie steht senkrecht, wenn der Schwerpunkt um 14 Cm. von vorn nach hinten verschoben ist, im Maximum der Vorwärtsneigung hat sie 8° 57', im Maximum der Rückwärtsneigung 2° 12' Neigung gegen die Verticale, ihre Länge beträgt 90 Cm. Aus diesen Datis ergiebt sich leicht, dass die Schwerlinie im aufrechten Stehen 3,062 Cm. vor den äusseren Knöcheln den Boden trifft. Es lässt sich nun aus schon angegebenen Gründen nicht ein constanter anatomischer Punkt als Körperschwerpunkt bezeichnen, es kann nur davon die Rede sein, denselben für ganz bestimmte Verhältnisse zu ermitteln. MEYER führt dies nach den von ihm gefundenen Werthen für die aufrechte Stellung mit angeschlossenen Armen (militairische Stellung) aus. Es ergiebt sich, dass der Schwerpunkt von der gemeinschaftlichen Achse der Hüftgelenke 9,5 Cm. entfernt ist, und eine von ihm auf die Mitte der letzteren gezogene Linie sie unter einem nach hinten offenen Winkel von 136° 90' schneidet. Bei einem wohlgebauten Körper mit mittleren Beckenverhältnissen ist demnach für die bezeichnete Haltung der allgemeine Schwerpunkt in dem zweiten Kreuzbeinwirbelkörper oder über demselben im *canalis sacralis* zu suchen.

VON DEN ORTSBEWEGUNGEN.

§. 269.

Das Gehen.[1] Der aufrechte Gang des Menschen besteht darin, dass beide Beine abwechselnd den von ihnen im Balancement getragenen Rumpf in horizontaler Richtung vorwärts schieben. Die alternirende Thätigkeit der Beine beim Gehen lässt sich folgendermaassen kurz beschreiben. Während das eine Bein den Rumpf trägt und vorwärts schiebt, wird das andere vom Rumpfe freihängend getragen. Das tragende Bein befindet sich im Moment, wo es auf den Boden aufgesetzt wird, in gebogener Lage und verlässt mit dem Fusse den Boden im Moment, wo es völlig gerade gestreckt ist; die Thätigkeit des Beines in diesem Zeitraume besteht in einer Streckung seiner im Zickzack gebogenen Glieder. Es trägt den Rumpf also nicht, wie beim Stehen, dadurch, dass seine senkrecht übereinander gestellten Glieder, eines das andere tragend, zu einer starren Stütze verbunden sind, sondern mittelst seiner Streckmuskeln; es bewegt den Rumpf vorwärts, indem es durch dessen Last um den Stützpunkt des Fusses als Drehpunkt nach vorn gedreht wird, dabei aber sich in demselben Maasse durch Streckung verlängert, als es aus der verticalen Lage in die schräge übergeht, so dass der den Rumpf tragende Oberschenkelkopf, anstatt eine Kreislinie nach vorn und unten zu beschreiben, in horizontaler Linie nach vorn rückt.

In dem Moment, wo das Bein den grössten Grad der Streckung erreicht hat, also durch weitere Streckung das Sinken des Schenkelkopfes und Rumpfes nicht mehr verhindern kann, tritt das andere Bein in seine Stelle ein. Das abgelöste Bein tritt nun in die passive Phase, es wird vom Rumpf getragen, während es in gebogener Lage wie ein Pendel frei um seinen Aufhängungspunkt am Becken von hinten nach vorn schwingt, bis es durch Streckung wieder auf den Boden aufgesetzt wird und damit von Neuem seine active Rolle übernimmt. Auf diese Weise alterniren beide Beine in regelmässigem Rhythmus. Der Rumpf verhält sich insofern beim Gehen anders als beim Stehen, als sein Schwerpunkt fortwährend etwas vor der Verticalebene, in welcher die Drehungsachse der Schenkelköpfe liegt, erhalten wird, dass also der Oberkörper nach vorn geneigt getragen wird, aus demselben Grunde, aus welchem wir einen Stock, den wir im Gehen auf den Fingern balanciren, nach vorn geneigt tragen müssen. Die Lage des Rumpfes ist um so geneigter, je schneller wir gehen, und zwar beträgt nach den Messungen der Gebr. Weber bei



einer Schrittdauer	die Neigung
0,681 Sec.	5° 7
0,632 „	6° 9
0,622 „	8° 1
0,400 „	10° 0.

Eine genauere Analyse der activen und passiven Bewegungen, welche ein Bein in regelmässiger Wiederholung beim Gehen ausführt, lehrt nach Gebr. Weber Folgendes: Der einmalige Ablauf der ganzen Bewegungsreihe umfasst genau den Zeitraum zweier Schritte; den grösseren Theil dieses Zeitraumes nimmt die active Phase des Beines, während welcher es auf dem Boden aufsteht, in Anspruch, den kleineren Theil die passive Phase, während welcher es als Pendel schwingt. Die active Phase beginnt in dem Moment, in welchem das Bein mit der Ferse etwas vor dem Loth, welches vom Drehpunkt des Schenkelkopfes auf den Boden gefällt wird, aufgesetzt wird, und endigt in dem Moment, in welchem es im Zustand grösster Streckung mit den Zehen, weit hinter jenem Loth den Boden verlässt. Während dieses Zeitraumes dreht sich der Oberschenkelkopf und mit ihm der Rumpf um den Fuss als Drehpunkt nach vorn. Im Moment, wo das Bein vor dem Loth aufgesetzt wird, befindet sich das Knie in gestreckter Lage, der Fuss in mässiger Beugung, so dass er mit der Ferse den Boden berührt. Unmittelbar darauf beginnt das Bein, während der nach vorn rückende Schenkelkopf sich der senkrechten Lage über dem Fusspunkt nähert, sich im Knie und dann auch im Fussgelenk zu beugen, so weit, dass die vom Schenkelkopf beschriebene Bahn zu einer geraden Linie wird; das Bein erreicht das Maximum der Beugung im Moment, wo der Schenkelkopf senkrecht über dem

Unterstützungspunkte steht. Bis hierher kann das Bein zur Vorwärtsbewegung des Rumpfes nichts leisten, seine Thätigkeit als Stemmapparat beginnt von dem Augenblick an, wo der Schenkelkopf vor das vom stützenden Fusspunkt zu errichtende Loth zu liegen kommt. In diesem Moment beginnt es sich zunächst im Kniegelenk und sodann auch im Fussgelenk zu strecken. Ohne diese Streckung würde der Schenkelkopf mit dem Rumpf eine absteigende Kreislinie nach vorn um den Fusspunkt als Drehpunkt mit der unveränderten Entfernung zwischen letzterem und dem Schenkelkopf als Halbmesser beschreiben. Die Streckung geschieht in dem Maasse, dass die Bahn des Schenkelkopfs aus einer kreisförmigen in eine geradlinige, oder wenigstens nahezu geradlinige verwandelt wird. Durch directe Beobachtungen an gehenden Menschen constatirten Gebr. Weber, dass der Schenkelkopf während der Dauer der activen Phase eine geringe verticale Schwankung erleidet, in der Art, dass er sich unmittelbar vor dem Moment, in welchem er senkrecht über den Unterstützungspunkt zu stehen kommt, etwas senkt, in diesem Moment selbst aber wieder hebt. Die Grösse der Schwankung beträgt aber im Mittel nur 31,7 Mm. Die Drehung des Beines um den Fuss erfolgt nicht um einen bestimmten Punkt, nicht um den zuerst aufgesetzten Fersenpunkt, sondern es wandert der Drehpunkt von der Ferse über die Sohlenfläche nach vorn bis zu den Zehen, mit anderen Worten, die Sohle wickelt sich am Fussboden ab, wie ein Rad, so dass der stemmende Theil successive nach vorn rückt. Gebr. Weber weisen nach, wie durch diese Einrichtung jeder Schritt um eben so viel verlängert wird, als der abgewickelte Theil der Sohle beträgt, ohne diese Abwickelung würde die erste Phase schon in dem Moment beendigt sein, in welchem die Ferse den Boden verlässt, und verlassen muss, wenn der Schenkelkopf auf seiner geradlinigen Bahn erhalten werden soll. So schliesst die erste Phase mit dem Augenblick, in welchem der stemmende Punkt der Sohle bis zu den Zehen vorgeschoben ist, und diese den Boden verlassen. Es beginnt die zweite passive Phase, das vom Boden aufgehobene Bein hängt jetzt am Rumpfe, von demselben getragen, und führt die entgegengesetzte Drehung, eine Drehung des Fusses um den Schenkelkopf, aus, indem es nach Art eines Pendels nach vorn schwingt. Wir haben gesehen, dass das Abheben vom Boden erfolgt, wenn der Schenkelkopf weit vor den Aufstützungspunkt gerückt ist, das Bein also bedeutend nach hinten aus der verticalen Lage abgelenkt ist; wir fügen hinzu, dass diese Ablenkung nicht auf einer Rückwärtsbeugung im Hüftgelenk beruht, welche durch die Spannung des *ligamentum superius* unmöglich gemacht wird, sondern dass es die gleichzeitige Vorwärtsneigung des Rumpfes ist, welche dem Bein, während es sich im Maximum der Streckung im Hüftgelenk befindet, eine so beträchtliche Schräglage gestattet. Sobald es in dieser Lage nicht durch Muskelkräfte fixirt wird, verhält es sich wie ein aus der verticalen Lage entfernter Pendel; es schwingt, von seiner Schwerkraft getrieben, um seinen Aufhängungspunkt in der Pfanne nach vorn, nach dem Gesetz der Trägheit über die verticale Gleichgewichtslage hinaus, und zwar

(bei der ausserordentlich geringen Reibung) eben so weit nach vorn, als es nach hinten abgelenkt war, wenn nicht durch Muskelwirkung die Schwingung früher unterbrochen wird. Bei ganz langsamem Gehen lassen wir dem Bein die ganze Schwingung vollenden und es selbst noch ein Stückchen zurückschwingen; beim gewöhnlichen Gehen dagegen wird die Schwingung vor ihrer Vollendung durch Aufsetzen der Ferse auf den Boden unterbrochen, um so früher, je schneller wir gehen. Das Abheben der Zehen vom Boden geschieht durch eine leichte Beugung des Beines im Knie- und Fussgelenk; in dieser Beugung verharrt das Bein während der ganzen Pendelbewegung, und muss in derselben verharren, wenn es nicht auf den Boden aufstossen soll, da ja, wie aus dem Verhalten des stützenden Beines hervorgeht, der Schenkelkopf niedriger über der Erde getragen wird, als die Länge des gestreckten Beines beträgt. Sollte das Bein in dem gestreckten Zustande, in welchem es den Boden verlässt, schwingen, so bedürfte es einer enormen Schiefstellung des Beckens durch Neigung des Rumpfes nach der Seite des tragenden Beines, durch welche die Pfanne des schwingenden Beines so hoch über die des stemmenden erhoben würde, als die Differenz der geradlinigen Entfernung zwischen Schenkelkopf und Zehen bei dem schwingenden und dem tragenden Bein im Moment der grössten Beugung beträgt. So grosse seitliche Schwankungen des Rumpfes werden durch die leichte Anstrengung der Beuger des schwingenden Beines unnöthig gemacht. Die Unterbrechung der Schwingung geschieht durch eine Streckung des Beines im Kniegelenk bis zum Aufstossen der Ferse auf den Boden, mit welchem Act die zweite Phase beendigt wird.

Zu diesen von Gebr. Weber festgestellten Grundzügen der Mechanik des Gehens hat Meyer einige wichtige Zusätze geliefert; während Weber's Erörterungen ausschliesslich auf Profilbeobachtungen basirt sind, die Gehbewegungen auf eine der Gangrichtung parallele Verticalebene projicirt darstellen, hat Meyer durch sorgfältige Untersuchungen auch diejenigen Bewegungen der Beine und des Rumpfes eruirt, welche in einer auf die genannte Ebene rechtwinkligen Verticalebene („Querprojection“) und die, welche in horizontalen Ebenen geschehen. Er ist davon ausgegangen, gewisse Elemente der Gehbewegungen, wie das Tragen des Rumpfes auf einem Beine, das Stehen auf den Zehen, und elementare Gehbewegungen, das Gehen mit steifen Knien, näher zu analysiren. Die wichtigsten von ihm ermittelten Thatsachen sind folgende. Ruht der Rumpf auf zwei Beinen, wie beim gewöhnlichen Stehen, so ist sein Schwerpunkt senkrecht über irgend einem zwischen beiden Füssen gelegenen Punkt des Bodens gestellt; stehen wir dagegen auf einem Bein, so ist eine Lageveränderung des Rumpfes in der Art unerlässlich, dass die Schwerlinie in den ruhenden Fuss selbst fällt. Ist diese Bedingung nicht erfüllt, so kann zwar der Rumpf für sich nicht gegen das Bein nach innen überfallen, da, wie wir gesehen haben, das *ligamentum teres* durch Spannung bei aufrechter Stellung die Ueberadduction hindert, aber der Rumpf muss mit dem tragenden Bein nach der inneren Seite überfallen. Die Correction der Rumpfstellung kann auf verschie-

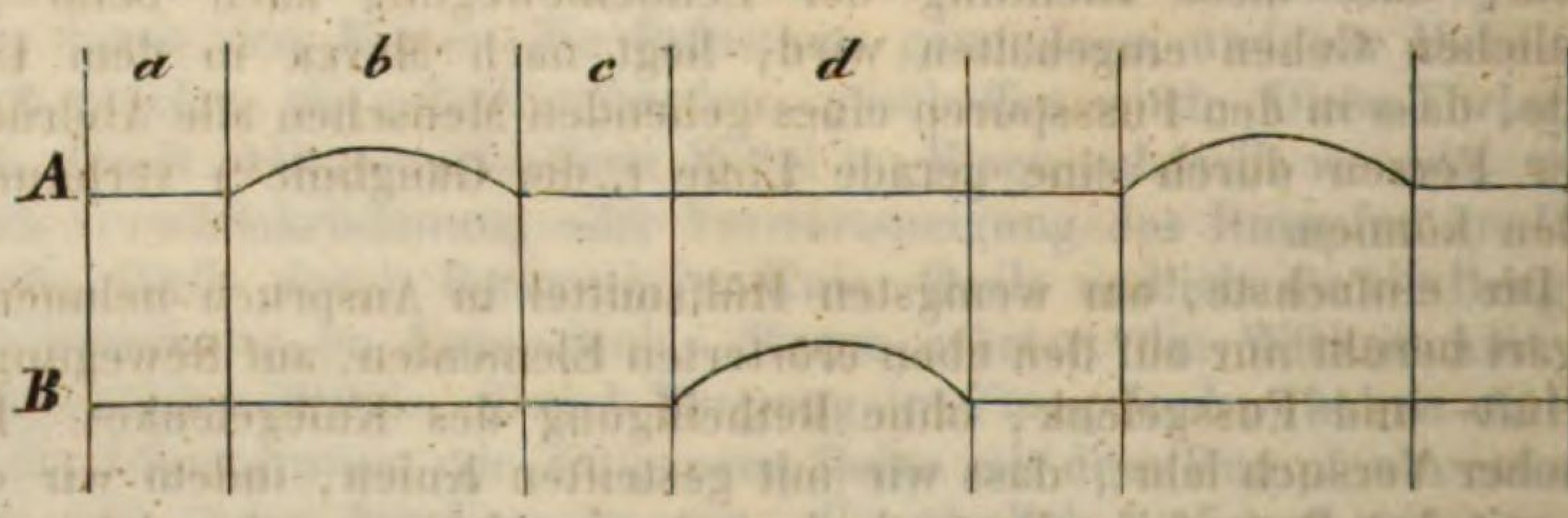
dene Weise bewerkstelligt werden, am einfachsten geschieht es nach MEYER auf folgenden zwei Wegen: entweder durch Seitwärtsbeugung (Abduction) des Rumpfes im Hüftgelenk, oder durch Beugung (Dorsalflexion) des Fussgelenkes. In ersterem Falle genügt nach MEYER's directen Beobachtungen eine Winkeldrehung des Rumpfes im Hüftgelenk von 14° 54'; nimmt man an, dass die Pfanne vertical über dem Fussgelenk steht, dass demnach der Schwerpunkt, welcher ursprünglich über der Mitte zwischen beiden Pfannen steht, um die halbe Entfernung beider = 8,6 Cm. seitlich bewegt werden muss, so erhält man eine Winkeldrehung von 13° 49'. Das Plus, welches die directe Beobachtung ergiebt, erklärt sich einfach aus dem Umstande, dass im vorliegenden Falle das am Rumpfe hängende Bein zu demselben hinzuzurechnen ist, der gemeinschaftliche Schwerpunkt beider aber etwas seitlich vom Schwerpunkt des Rumpfes allein, natürlich nach der Seite des hängenden Beines liegen muss. Es ist daher auch die Lage dieses Beines auf die Grösse der Winkeldrehung von wesentlichem Einfluss; hielt MEYER das schwebende Bein im höchstmöglichen Grade der Abduction, so war zur Aequilibrirung eine Winkeldrehung von 19° 14' erforderlich. Bei Anwendung des zweiten Correctionsmittels bleibt der Fuss auf dem Boden, und das tragende Bein neigt sich gegen denselben nach vorwärts in der Flexionsebene des Astragalus. Da diese Ebene nicht gerade nach vorn, sondern nach vorn und auswärts gerichtet ist, wird durch diese Beugung der Schenkelkopf und mit ihm der Rumpfschwerpunkt ebenfalls nach auswärts geführt. Durch directe Beobachtung und Rechnung fand MEYER, dass zur Erreichung des Zweckes eine Winkeldrehung von 5° 14" — 5° 24' genügt. Ein zweiter Beitrag MEYER's behandelt das Stehen auf den Zehen, bei welchem es darauf ankommt, dass die Schwerlinie des Rumpfes in den von den Zehen bedeckten Raum des Bodens fällt; die Beziehungen dieser Bewegungen zum Gehen, bei welchem sich der Fuss am Ende jeder activen Phase auf die Zehen erhebt, liegen auf der Hand. Die Schwerlinie des Körpers muss so weit nach vorn verlegt werden, dass sie vor den Mittelpunkt des ersten Metatarsusköpfchens fällt, damit den Fersen die Belastung genommen und ein Hebelarm, durch welchen sie gehoben werden, geschaffen wird. Diese Vorlegung kann durch sehr verschiedene Mittel zu Wege gebracht werden, theils durch Vorwärtskrümmung oder Vorwärtsneigung des Rumpfes im Hüftgelenk, theils durch Beugung im Knie, theils endlich durch Beugung oder Streckung im Fussgelenk. MEYER erörtert die Wirksamkeit des letztgenannten Mittels. Durch Beugung im Fussgelenk erheben wir uns auf die Zehen, wenn wir die ganzen Beine mit dem Rumpf um etwa 8° nach vorn gegen den Fuss beugen. Gewöhnlich bedienen wir uns der Streckung des Fussgelenkes zur Erhebung auf die Zehen; nach vollendeter Erhebung liegen dabei die Zehen flach dem Boden an, der Fuss befindet sich im Maximum der Streckung, das Gelenk ist durch Muskelaction gesteift, der Metatarsus bildet mit den Zehen einen stumpfen Winkel von etwa 100°; die Verkleinerung dieses Winkels und damit das Ueberfallen der Beine gegen die Zehen ist durch Gelenkhemmung

zwischen Phalangen und Metatarsus verhindert. MEYER weist nach, dass eine Streckung im Fussgelenk allein unmöglich diese Stellung hervorbringen könne, da durch dieselbe allein die Ferse nicht entlastet wird; vor der Streckung muss der Schwerpunkt bereits über die Zehen gebracht sein, sei es durch Vorwärtsneigung des Rumpfes, oder Beugung im Knie, oder Beugung im Fussgelenk, oder mehrere dieser Mittel gemeinschaftlich. Führen wir die Streckung am freien Fusse aus, so lehrt die Beobachtung, dass die Fussspitze dabei nach hinten und innen geführt wird; ersteres durch Bewegung im oberen Astragalusgelenk, letzteres hauptsächlich durch Rotation im zweiten Fussgelenk, aus dessen Einrichtung MEYER die Nothwendigkeit einer solchen Rotation nachzuweisen sucht. Strecken wir den mit der Spitze am Boden fixirten Fuss, so wird umgekehrt das Bein mit dem Körper nach vorn und aussen geführt. Geschieht die Erhebung auf die Zehen beider Füsse, so kann der Körper zwar der Bewegung nach vorn folgen, nicht aber ohne Weiteres der Bewegung nach aussen, da er unmöglich gleichzeitig nach rechts und nach links auswärts sich bewegen kann. Es müssen daher Momente vorhanden sein, welche beim Erheben auf die Zehen den entgegengesetzten Zug der beiden unteren Fussgelenke nach auswärts compensiren. Diese compensirenden Momente liegen nach MEYER in einer Rotation des Oberschenkels im Hüftgelenk nach innen, verbunden mit einer Abduction in demselben Gelenke und einer geringen Beugung des Rumpfes nach vorn. Die Beugung des Rumpfes und die Rotation des Oberschenkels nach innen machen durch Erschlaffung des *ligamentum superius* die Abduction möglich; die Vorwärtsdrehung des Rumpfes (um 13° 23′) wird durch eine Beugung der Wirbelsäule in ihrem Lendentheil compensirt. Eine dritte Voruntersuchung MEYER's behandelt das Pendeln des Beines. Er weist nach, dass die Schwere des Beines, welche die Pendulirung hervorbringt, das Bein nicht gerade nach vorn, sondern zugleich etwas nach innen bewegt, so dass die Ebene der Pendelung eine Neigung von 4° 32′ gegen die Mittelebene des Körpers bildet. Der Beweis, dass diese Richtung der Pendelbewegung auch beim gewöhnlichen Gehen eingehalten wird, liegt nach MEYER in dem Umstande, dass in den Fussspuren eines gehenden Menschen alle Abdrücke beider Fersen durch eine gerade Linie („die Ganglinie“) verbunden werden können.

Die einfachste, am wenigsten Hülfsmittel in Anspruch nehmende Gangart beruht nur auf den eben erörterten Elementen, auf Bewegungen im Hüft- und Fussgelenk, ohne Betheiligung des Kniegelenkes. Ein einfacher Versuch lehrt, dass wir mit gesteiften Knien, indem wir das Bein mit dem Rumpfe im Fussgelenk nach vorn drehen, gehen können, wenn wir auch diese Gangart nicht in Anwendung bringen. Das Verhalten des Rumpfes ist dabei nothwendiger Weise etwas anders, als beim gewöhnlichen Gang; derselbe muss beträchtlichere Stellungsveränderungen erleiden; erstens wegen des Wegfalls der compensirenden Kniebeugung und Streckung erheblichere Verticalschwankungen in einer der Gangrichtung parallelen Ebene; zweitens aber auch beträchtliche

Seitenschwankungen, da das gesteifte Bein seine Pendelbewegung, ohne aufzustossen, nur ausführen kann, wenn ihm durch Erhebung seines Aufhängepunktes Raum geschaffen wird. Bei dem gewöhnlichen Gange, dessen Elemente wir nach WEBER's klarer Darstellung erörtert haben, sind alle drei Gelenke des Beines, Hüft-, Knie- und Fussgelenk, betheiligt, und gerade das Kniegelenk ist es, welches die Hauptrolle beim Vorwärtsbewegen des Rumpfes spielt. MEYER[2] hat daher auch die Mechanik dieses Gelenkes und die Bewegungen in ihm als Gangelemente einer gründlichen Analyse unterworfen, und die Möglichkeit gezeigt, dass es auch eine Gangart giebt, welche nur durch primäre Bewegungen im Kniegelenk ausgeführt wird, welche wir jedoch ebensowenig wirklich ausführen, als den Gang mit steifen Knieen. Combinationen der Bewegungen im Kniegelenk mit solchen im Fussgelenk zu Gehbewegungen sind in sehr verschiedener Art und sehr verschiedenem Grade möglich.

Im Vorhergehenden ist die Thätigkeit eines Beines im Zeitraum zweier aufeinander folgender Schritte erläutert worden; die Untersuchung der gleichzeitigen Bewegung beider Beine in den verschiedenen Momenten jenes Zeitraumes hat Folgendes ergeben. Aus dem Umstande, dass die active Phase eines Beines eine längere Zeit in Anspruch nimmt, als die passive, geht hervor, dass beide Beine sich nicht in der Weise im Tragen des Rumpfes ablösen können, dass das eine in dem Moment aufgesetzt wird, wo das andere den Boden verlässt. Das schwingende Bein wird einige Zeit früher mit der Ferse aufgesetzt, ehe das tragende mit den Zehen vom Boden abgehoben wird, so dass es in dem Zeitraum jedes Schrittes einen Abschnitt giebt, in welchem beide Beine auf dem Boden stehen. Am besten verdeutlicht dies folgende von Gebr. WEBER gegebene graphische Darstellung, in welcher die obere Zeichenreihe dem einen, die untere dem anderen Beine angehört, ein gerader Strich den Zustand des Aufstehens auf dem Boden, ein Bogen den Zustand des freien Pendels darstellt.



Es zeigt sich, dass im Zeitraum a beide Beine aufstehen, in b A schwingt, B im Tragen fortfährt, in c beide aufstehen, in d A zu tragen fortfährt, und B seine Pendelschwingung ausführt. Der Zeitraum, in welchem beide Beine aufstehen, verkürzt sich mit der zunehmenden Geschwindigkeit des Gehens. Die Abänderungen der beschriebenen Beinbewegungen mit der verschiedenen Geschwindigkeit des

Gehens sind nach Gebr. Weber folgende. Eine auf den ersten Blick überraschende, aber sowohl durch directe Beobachtung als auf theoretischem Wege leicht zu constatirende Thatsache ist die, dass mit einer Verkürzung der Dauer der Schritte nothwendig auch eine Vergrösserung der Schritte verbunden ist, dass daher beide Momente gemeinschaftlich die Länge des in gegebener Zeit zurückgelegten Weges vergrössern. Die Grundbedingung des langsamen und schnellen Gehens liegt in der Höhe, in welcher die beiden Schenkelköpfe über dem Fussboden getragen werden, je höher wir sie tragen, desto langsamer, je niedriger, desto schneller ist der Gang. Je höher wir den Schenkelkopf tragen, desto weniger kann das Bein aus der verticalen Lage entfernt werden, desto kürzer muss daher nothwendig der Schritt werden. Je tiefer wir ferner den Schenkelkopf tragen, eine desto geneigtere Lage erhält das stemmende Bein, desto grösser ist die Beschleunigung des Rumpfes, desto geschwinder muss das schwingende Bein den Rumpf einzuholen suchen, desto früher wird es aufgesetzt, desto geringer ist mithin die Dauer des Schrittes. Da von der Höhe, in welcher der Schenkelkopf getragen wird, der Umfang, in welchem das tragende Bein verkürzt und verlängert wird, abhängt, kann man die Geschwindigkeit des Gehens auch als von dem Umfang der abwechselnden Verkürzung und Verlängerung des Beines abhängig ausdrücken. Die Dauer eines Schrittes können wir, wie aus dem Vorhergehenden folgt, innerhalb gewisser Gränzen dadurch beliebig verkürzen oder verlängern, dass wir die Pendelschwingungen des hängenden Beines früher oder später durch Aufsetzen der Ferse unterbrechen. Die längste Dauer eines Schrittes erreichen wir, wenn wir das Bein nicht allein seine ganze Schwingung vollenden, also es ebensoweit nach vorn über die verticale Lage hinaus schwingen lassen, als es nach hinten abgelenkt war, sondern wenn wir es nach vollendeter Schwingung sogar noch eine Strecke zurückpendeln lassen. Die kürzeste Dauer erreichen wir, wenn wir die Schwingung gerade an der Hälfte, also im Moment, wo das Bein die verticale Lage passirt, unterbrechen; eine grössere Abkürzung der Schwingung ist beim Gehen natürlich nicht möglich, da das Bein erst, wenn es die verticale Lage erreicht hat, zur Unterstützung des Rumpfes geeignet wird. Lassen wir das Bein über die Gleichgewichtslage hinausschwingen, so wird die Dauer des Schrittes nicht allein um das Plus der Schwingungsdauer vergrössert, sondern auch noch um den Zeitraum, in welchem beide Beine gleichzeitig auf dem Boden stehen, da dieser Zeitraum erst hinzukommt, wenn wir die Schwingung mehr als ihre Hälfte vollenden lassen. Setzen wir den Fuss vor der Verticalen auf, so muss das andere Bein so lange noch auf dem Boden bleiben, und durch Verlängerung den Rumpf tragen und fortschieben, bis der Schenkelkopf senkrecht über den aufgesetzten Fuss gelangt ist, und daher das zweite Bein zum Tragen fähig wird; unterbrechen wir die Schwingung in der Hälfte, so wird der Zeitraum des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Null.[5]

Die Schwingungsdauer eines Beines ist eine unabänderlich durch die Länge desselben bestimmte Grösse, wie aus den bekannten Pendel-

gesetzen hervorgeht. Bestimmen wir diese Grösse direct, so können wir ohne Weiteres, indem wir sie halbiren, die kürzeste Schrittdauer erfahren. Gebr. Weber bestimmten bei den Beinen verschiedener Personen die Dauer der Pendelschwingung und fanden dieselbe im Mittel (von sehr wenig differirenden Einzelwerthen) 0,693 Secunden; die kürzeste Schrittdauer beträgt hiernach 0,346, eine Grösse, die mit der direct beobachteten Schrittdauer beim schnellsten Gehen, 0,332 Secunden, ziemlich übereinstimmt, den Unterschied leiteten Gebr. Weber von dem Einziehen des Beines bei jedem Schritte her. Beim geschwindesten Gehen fanden sie den in einer Secunde zurückgelegten Weg im Mittel = 2,600 Meter (beim Auftreten mit dem Ballen nur 2,3475 Meter).

Zur Verdeutlichung des oben erläuterten Verhältnisses zwischen Schrittdauer und Schrittgrösse bei verschiedener Gehgeschwindigkeit theilen wir in folgender Tabelle einige der Weber'schen Zahlen mit. Beim Gehen eines Weges von 43,43 Meter mit verschiedener Geschwindigkeit betrug die:

Schrittzahl	Zeit in Sec.	Schrittdauer in Sec.	Schrittlänge in Metern	Geschwindigkeit
51	18,12	0,335	0,851	2,397
52	20,48	0,394	0,835	2,119
54	22,55	0,417	0,804	1,928
54	24,83	0,460	0,804	1,748
55	26,38	0,480	0,790	1,646
57	28,90	0,507	0,762	1,503
60	33,70	0,562	0,724	1,288
61	34,92	0,572	0,712	1,245
65	39,27	0,604	0,668	1,106
66	41,60	0,630	0,658	1,044
69	45,72	0,663	0,629	0,949
69	46,07	0,668	0,629	0,942
73	53,02	0,726	0,595	0,819
76	57,72	0,760	0,572	0,753
80	68,78	0,846	0,543	0,631
82	69,40	0,860	0,530	0,627
88	79,67	0,905	0,493	0,545
97	93,67	0,966	0,448	0,464
101	104,08	1,030	0,430	0,417
109	114,40	1,050	0,398	0,379.

Zum Schluss dieses Abschnittes theilen wir im Auszug noch eine von Meyer gegebene vortreffliche Analyse der verschiedenen Modificationen des aufrechten Ganges mit, welche freilich in manchen Punkten mit den Weber'schen Anschauungen nicht völlig im Einklang ist. Die Vorwärtsbewegung des Rumpfes durch die Beine kann nach zwei wesentlich verschiedenen Grundgesetzen geschehen: nach dem einen wird der Rumpf in einer horizontalen, nach dem anderen in einer verti-

calen Ebene fortbewegt. Ersteres geschieht, indem der Rumpf um eine verticale durch das Hüftgelenk des ruhenden Fusses gelegte Achse gedreht wird, so dass, wenn z. B. das linke Bein aufsteht, die rechte Beckenhälfte einen horizontalen Kreisbogen nach vorn und innen um eine durch den linken Schenkelkopf gehende Verticalachse beschreibt, nachdem vorher der Rumpf mit dem rechten Beine durch Seitwärtsbeugung über den linken Fuss äquilibrirt worden ist. Dieses Grundgesetz findet nach Meyer bei solchen Personen, welche ein hölzernes Bein haben, ziemlich reine Anwendung. Das zweite Grundgesetz findet seinen Ausdruck in der gewöhnlichen, von Gebr. Weber erläuterten Gangbewegung, bei welcher der Rumpf durch Beugung und Streckung des Beines in einem vertical liegenden Bogen (der aber nach Weber nahezu eine gerade Linie ist) vorwärts bewegt wird. Nach Meyer beruhen die meisten Gangarten auf einer Combination beider Grundgesetze, bei welcher der Rumpf in einem schief liegenden Bogen von jeder möglichen Neigung zwischen der horizontalen und verticalen Lage vorwärts bewegt wird. Beim Vorherrschen des ersten Grundgesetzes erhält der Gang durch die nothwendigen horizontalen Schwankungen etwas Wackelndes, wie dies bei fetten Personen und Schwangeren wegen der Belastung des Rumpfes häufig zu beobachten ist. Beim Vorherrschen des zweiten Grundgesetzes soll der Gang etwas Nickendes erhalten. Die Anwendung des zweiten Gesetzes gestattet eine Menge Variationen, welche theils auf die Art der Verwendung der Beingelenke, um welche der verticale Bogen beschrieben wird, theils auf die Kräfte, welche ihn hervorbringen, zurückführbar sind. Meyer theilt den verticalen Bogen, welchen der Schenkelkopf mit dem Rumpf beschreibt, in drei Abtheilungen, den Hauptbogen, den vorderen und hinteren Ergänzungsbogen. Unter Hauptbogen wird derjenige Abschnitt des Bogens verstanden, welchen der Schenkelkopf beschreibt, während der Schwerpunkt von der Sohle unterstützt wird, senkrecht über einem ihrer Punkte zwischen dem hinteren Fersenrand und dem ersten Metatarsusköpfchen steht. Das Maximum dieses Hauptbogens kann daher nicht grösser sein, als der Abstand zwischen den genannten Gränzpunkten der Sohle beträgt (17,5 Cm.). Als hinterer Ergänzungsbogen wird derjenige Abschnitt bezeichnet, welchen der Schenkelkopf beschreibt, bevor er senkrecht über den hinteren Rand der Ferse gelangt, als vorderer Ergänzungsbogen dagegen derjenige Abschnitt, welchen der Schenkelkopf beim Ueberschreiten der verticalen Lage über dem Metatarsusköpfchen, also beim Ueberfallen nach vorn beschreibt. Meyer beschreibt die Entstehung dieser drei Elemente des verticalen Bogens bei den beiden Elementargangarten, dem Gehen mit steifen Knieen und dem nur durch Kniebewegung erzeugten Gang folgendermaassen. Ist bei letzterem der Fuss flach mit der Sohle auf den Boden aufgesetzt, die Tibia in der möglichsten Beugung gegen den Fussrücken und das Knie so gebogen, dass die Schwerlinie noch hinter den hinteren Fersenrand fällt, dann liegt für den hinteren Ergänzungsbogen das Centrum in der Drehachse des Kniees, während der vordere durch Ueberfallen des ganzen Beines um

den Mittelpunkt des ersten Metatarsusköpfchens zu Stande kommt. Beim Gang mit steifen Knieen wird der hintere Ergänzungsbogen und der Hauptbogen um die Drehachse des Fussgelenkes, der vordere Ergänzungsbogen aber ebenfalls um den Mittelpunkt des ersten Metatarsusköpfchens beschrieben. Complicirter und mannigfaltiger sind die Verhältnisse der Bogenelemente bei den verschiedenen Arten des gewöhnlichen Ganges mit combinirter Benutzung des Fuss- und Kniegelenkes; der vordere Ergänzungsbogen findet nach Meyer unter allen Umständen sein Centrum im Metatarsusköpfchen, der hintere dagegen und der Hauptbogen können folgende verschiedene Centra haben: 1) das Fussgelenk bei verschiedener unverrückter Beugung des Knies (jedoch nicht unter 115°, da sonst das Maximum der Fussbeugung erreicht wird, ehe der Schwerpunkt über das Metatarsusköpfchen gelangt); 2) das Kniegelenk bei verschiedener unverrückter Beugungsstellung des Fussgelenkes (wobei jedoch die Tibia nicht unter 75° gegen den Boden geneigt sein darf); 3) das Fussgelenk, während zugleich in dem Kniegelenk eine Beugung oder Streckung (innerhalb 180°—115° Neigung des Femur gegen die Tibia) geschieht; 4) das Kniegelenk, während dieses selbst durch Bewegung im Fussgelenk einen Kreisbogen beschreibt; 5) kann der hintere Ergänzungsbogen um das eine, der Hauptbogen um ein anderes der genannten Centra beschrieben werden, wie beim gewöhnlichen Gang der Fall ist. Die drei Bogenelemente können untereinander die verschiedensten Geschwindigkeits- und Grössenverhältnisse haben. Was die ersteren betrifft, so hängt die Geschwindigkeit des hinteren Ergänzungs- und Hauptbogens von der Energie der sie erzeugenden Muskelaction ab, kann daher in weitem Umfange variiren, während die Geschwindigkeit des von der Schwere erzeugten vorderen Ergänzungsbogens nur durch den Grad der Geschwindigkeit, mit welcher der Schenkelkopf über dem Metatarsusköpfchen anlangt, verändert werden kann. Wichtiger sind die Verschiedenheiten der Grössenverhältnisse der Bogenstücke; durch verschiedene Combination verschiedener Grössen derselben entstehen nach Meyer ebensoviele Modificationen des gewöhnlichen Ganges, durch gänzliches Wegfallen des einen oder des anderen, selbst zweier Bogenstücke, besondere Gangarten. Folgende tabellarische Uebersicht, in welcher ein + das Vorhandensein, ein — das Fehlen eines der Bogenabschnitte ausdrückt, erläutert diese aus ihrer Bezeichnung verständlichen Gangarten.

Gangart	Hinterer Ergänzungsbogen	Haupt-bogen	Vorderer Ergänzungsbogen
Gewöhnlicher Gang . .	+	+	+
Schleichender Sohlengang	+	+	—
Sohlen-Eilgang	—	+	+
Zehengang	+	—	+
Schleichender Zehengang	+	—	—
Zehen-Eilgang	—	—	+
Stampfender Gang . . .	—	+	—

Endlich giebt MEYER folgende Charakteristik der Modificationen des gewöhnlichen Ganges. Er unterscheidet in der Fortbewegungslinie, welche der Rumpf beschreibt, zweierlei Abschnitte: die Hauptbogenabschnitte, welche den Hauptbogen entsprechen, und die Ergänzungsabschnitte, von denen jeder dem vorderen Ergänzungsbogen je eines hinteren Beines, und dem hinteren Ergänzungsbogen je eines vorderen Beines entspricht. MEYER unterscheidet im gewöhnlichen Gang einen mittleren Schritt, bei welchem Haupt- und Ergänzungsbogenabschnitte gleich gross sind, einen kurzen Schritt, bei welchem die letzteren kleiner als erstere, und einen langen Schritt, bei welchem sie umgekehrt grösser als die Hauptbogenabschnitte sind. Jeder Ergänzungsbogenabschnitt ist aber wieder aus zwei Elementen laut obiger Definition zusammengesetzt, so dass die Gangvarietäten dadurch entstehen, dass die Gränze zwischen beiden Elementen in die Mitte, mehr an das vordere oder mehr an das hintere Ende des Ergänzungsbogenabschnittes fällt. In ersterem Falle entsteht der ruhige Schritt, im zweiten Falle der flüchtige, im dritten der träge Schritt. Der flüchtige Schritt geht in den Eilgang über, wenn die Gränze zwischen beiden Elementen bis an das vorderste Ende des Abschnittes rückt, d. h. das vordere Element, der hintere Ergänzungsbogen des vorderen Fusses gleich Null wird; der träge Schritt geht in den schleichenden Gang über, wenn umgedreht die Gränze an das hintere Ende rückt, das hintere Element, der vordere Ergänzungsbogen des hinteren Fusses, gleich Null wird.

Es ist leicht abzusehen, dass diese treffliche Charakteristik MEYER's nur die Grundformen des Ganges umfasst, dass aber ausser diesen und zwischen diesen noch unendliche Modificationen liegen, ganz abgesehen von denjenigen, welche durch Einmischung allerhand fremder Bewegungselemente ausser den wesentlichen Beugungs- und Streckungsbewegungen im Knie- und Fussgelenk, oder Fehlen wesentlicher Elemente in krankhaften Zuständen hervorgebracht werden können. Eine Analyse aller möglichen Gangmodificationen ist eine unübersehbare Aufgabe.

[1] Vergl. W. und ED. WEBER a. a. O.; H. MEYER, *Beiträge zur Lehre von der Mechanik des menschlichen Knochengerüstes*, MUELLER's *Arch.* 1853, pag. 9, 365, 497 u. 548. — [2] Aus den Untersuchungen MEYER's über die Bewegungen im Kniegelenk heben wir Folgendes heraus. Bei der obigen Betrachtung der Mechanik des Kniegelenkes sind wir im Wesentlichen der WEBER'schen Darstellung gefolgt; die MEYER'sche Auffassung weicht davon in einigen mehr weniger erheblichen Punkten ab. MEYER findet in der Gestalt beider Condylen des Oberschenkels wesentliche Differenzen. In Betreff der äusseren stimmt er mit WEBER so ziemlich überein, nur dass er die Profilcurve der Gelenkfläche nicht als eine Spirale, sondern als aus zwei Kreisbogen von verschiedenen Halbmessern (die sich wie 5 : 9 verhalten) zusammengesetzt betrachtet; eine Auffassung, die übrigens auch so ziemlich mit WEBER's Zahlen für die Grössen der Halbmesser im Einklang steht. Der hintere Theil des inneren Condylus entspricht nach MEYER dem entsprechenden des äusseren, seine Krümmung besteht aus zwei gleichen Kreisbogen; abweichend aber verhält sich der vordere Theil, welcher sich bogenförmig nach aussen um den äusseren Condylus herumkrümmt, und von MEYER mit dem abgerundeten Rand der Basis eines Kegels verglichen wird, dessen Spitze in dem inneren Condylus der Tibia liegt, dessen Achse, also auch die Rotationsachse dieses Gelenktheiles, schräg von oben, vorn und innen nach unten, hinten und aussen gerichtet ist. Demnach kommen

den Condylen des Oberschenkels drei Achsen zu, die erste, beiden Condylen gemeinschaftliche, durch den Mittelpunkt der hinteren kleineren Kreisbogen gehende, die zweite, ebenfalls gemeinschaftliche, durch die Centra der vorderen Bogen gehende, und die dritte dem inneren Condylus angehörige schiefe Achse. Die Gegenwart dieser dritten Achse bewirkt nach Meyer, dass jede Kniebeugung durch eine Rotation der Tibia nach innen eingeleitet wird, jede Streckung mit einer Rotation nach aussen schliesst. Die schon oben betrachtete Rotation, zu welcher die Tibia bei gebogenem Knie fähig ist, geschieht aber nicht um jene schiefe, sondern um eine der Längsachse der Tibia parallele Achse. Jene mit der Flexion nothwendig verbundene Rotation haben wir schon oben als indirectes Steifungsmittel des Knies beim aufrechten Stehen kennen gelernt. Um die Elemente zu ermitteln, welche eine Thätigkeit des Kniegelenkes in die Gehbewegungen bringt, hat Meyer folgende Untersuchungen über die Verhältnisse und Wirkungen der Kniebeugung im Stehen angestellt. Jede Kniebeugung bewirkt nothwendig ein Nach-Rückwärtssinken des Rumpfes, also auch seines Schwerpunktes. Halten wir den Unterschenkel im Fussgelenk unverrückt in der Lage, welche er beim natürlichen aufrechten Stehen hat, so genügt schon eine geringe Kniebeugung, und zwar eine Winkeldrehung des Oberschenkels gegen den Unterschenkel um 8° 1′, um die Schwerlinie über den hinteren Fersenrand hinauszuschieben, so dass sich das erste Metatarsusköpfchen vom Boden erhebt, und ein Ueberfallen nach hinten eintritt. In weit höherem Grade kann dagegen das Knie gebeugt und damit der Rumpf gesenkt werden, wenn der Schwerpunkt in dem Maasse, als ihn die Kniebeugung nach rückwärts bewegt, durch Dorsalflexion der Tibia im Fussgelenk nach vorn bewegt wird. Um diese Bewegung genauer untersuchen zu können, wählte Meyer drei der Beobachtung leicht zugängliche Punkte am Beine und deren Verbindungslinien, nämlich die untere Spitze des äusseren Knöchels (Knöchelpunkt), das äussere Ende der Drehachse des Knies (Kniepunkt) und den Trochanterpunkt, die Verbindungslinie zwischen den ersten beiden (Unterschenkellinie), und die zwischen den letzten beiden (Oberschenkellinie). Erstere Linie wurde 40 Cm., letztere 43 Cm. lang gefunden. Die Lage der drei Punkte wurde nun unter folgenden drei Verhältnissen genau bestimmt: 1) beim aufrechten Stehen, 2) während im Maximum der Beugung beider Unterschenkel gegen den Fuss der Rumpf durch Beugung im Knie (ohne Beugung im Hüftgelenk) zurückgesenkt wird, und 3) während dieselbe Bewegung nur mit einem Beine ausgeführt wurde. Es ergiebt sich zunächst, dass die Senkung des Trochanterpunktes, mithin des ganzen Rumpfes, im zweiten Versuche 9,8 Cm., im dritten 14,8 Cm. beträgt. Bei der Beugung in beiden Knieen fand sich die Unterschenkellinie in einer Neigung von 42° 10′ nach vorn gegen den Horizont, die Oberschenkellinie in einer Neigung von 80° 46′ nach hinten, mithin um 57° 4′ gegen die Unterschenkellinie gebogen; da bei der Kniebeugung die Achsen des Ober- und Unterschenkels, also auch die von Meyer gewählten Linien eine bedeutende Neigung gegen die verticale Mittelebene des Körpers erhalten, erhalten die genannten Neigungswinkel nothwendig in der Profilprojection andere Werthe, und zwar für die Unterschenkellinie 44° 37′, für die Oberschenkellinie 81° 25′, so dass die Profilprojection der ausgeführten Beugung nur 53° 58′ beträgt. Sorgfältige Messungen ergaben, dass bei dieser Stellung die Schwerlinie 13,4 Cm. vor die Verbindungslinie beider Knöchelpunkte, d. i. dicht hinter das erste Metatarsusköpfchen fällt, mithin eine sichere Unterstützung des Rumpfschwerpunktes vorhanden ist. Eine vom Schwerpunkte des Körpers auf die Mitte der Verbindungslinie der Kniepunkte gezogene Linie, welche Meyer „Knie-Schwerpunktslinie" nennt, bildet bei der beschriebenen Stellung gegen den Horizont einen Winkel von 73° 30′; durch Rechnung stellt sich heraus, dass es nur einer geringen Verkleinerung dieses Winkels bedarf, um die Schwerlinie über die Unterstützungsfläche hinaus zu schieben. Bei einer Neigung der Knieschwerpunktslinie von 52° gegen den Horizont fällt die Schwerlinie bereits hinter den hinteren Fersenrand, bei 56° 5′ schon hinter den Knöchel. Hieraus geht hervor, dass schon bei einer geringen Vermehrung der Kniebeugung über die durch die Zahlen ausgedrückten Gränzen ein Ueberfallen nach hinten erfolgen muss; wie schwierig es ist, den Rumpf in unveränderter Gestalt durch Kniebeugung weit rückwärts zu lehnen, kann Jeder leicht an sich prüfen. Auffallender Weise gestalten sich die Verhältnisse etwas anders, wenn die Kniebeugung nur auf einem Beine, aber ebenfalls im Maximum der Vorwärtsneigung der Tibia und unveränderter Haltung des Rumpfes ausgeführt wird. Erstens beträgt dieses Maximum der Tibianeigung 2° 45′ mehr, als bei Kniebeugung auf beiden Beinen, zweitens ist der Oberschenkel um 8° 4′ mehr gegen die Tibia gebeugt, und drittens hat der Trochanter eine seitliche Verschiebung von 7,5 Cm. in der Querprojection zur Aequilibrirung des Körpers erfahren, ein Theil der letzteren Bewegung (1 Cm.)

kommt auf die Seitwärtsbewegung der Tibia, der grössere (6,5 Cm.) auf die Bewegung des Oberschenkels. Diese Lageveränderung, welche der Trochanter erleidet, kommt nach MEYER durch eine nach abwärts und auswärts gehende Rotation des Oberschenkels im Kniegelenk um die schiefgestellte Achse der Tibia zu Stande. Diese Bewegung lässt sich in zwei Componenten zerlegen, in eine Flexion und eine horizontale Rotation um eine verticale Achse, deren Grössen MEYER berechnete. Durch weitere Versuche stellte MEYER fest, dass diese bei der Kniebeugung unter den genannten Verhältnissen ausgeführte Rotationsbewegung das Maximum der überhaupt bei dem vorhandenen Grad der Beugung möglichen Rotation des Oberschenkels gegen die Tibia ist, ein Umstand, der von Wichtigkeit ist, weil er beweist, dass die Kniestellung in dem beschriebenen Versuch durch Bänderspannung fixirt wird. Ebenso interessant ist das Resultat, dass auch schon bei geringeren Graden der Kniebeugung, wie sie beim gewöhnlichen Gang vorkommen, beinahe das Maximum der möglichen Rotation des Oberschenkels im Kniegelenk erreicht, und hierdurch die Aequilibrirung des Rumpfes über dem tragenden Beine vermittelt wird. Die unter 2) beschriebene Kniebeugung auf beiden Beinen geht in das Niederhocken über, wenn die Fortsetzung der Kniebeugung durch compensirende Vorwärtsneigung des Rumpfes im Hüftgelenk möglich gemacht wird. Diese Compensation geht jedoch nicht so weit, dass eine Erhaltung des Schwerpunktes über der Sohlenfläche auch dann noch, wenn beim stärksten Grade der Beugung im Kniegelenk die *tubera ischid.* zur Berührung mit dem Boden kommen sollen, ermöglicht wird. Das Niederlassen auf die Sitzhöcker im Extrem der Kniebeugung ist, wie man sich leicht überzeugen kann, ein Rückwärtsfallen um die gemeinschaftliche Achse beider Fussgelenke, oder um den hinteren Rand der Fersen. Das Niedersitzen ist ein geringerer Grad der eben beschriebenen Bewegung, eine Unterbrechung derselben durch Aufstossen der Sitzhöcker auf einem in gewisser Höhe über dem Boden gelegenen Gegenstande. — [3] Das wechselnde Verhältniss der Dauer des Aufstehens und Schwingens eines Beines bei verschiedener Schrittdauer ist aus folgender WEBER'schen Tabelle ersichtlich (a. a. O. pag. 267):

Schrittdauer	Dauer des Stehens	Dauer des Schwingens
0,317 "	0,317 "	0,317 "
0,430	0,513	0,347
0,463	0,504	0,422
0,582	0,694	0,472
0,660	0,782	0.538.

§. 270.

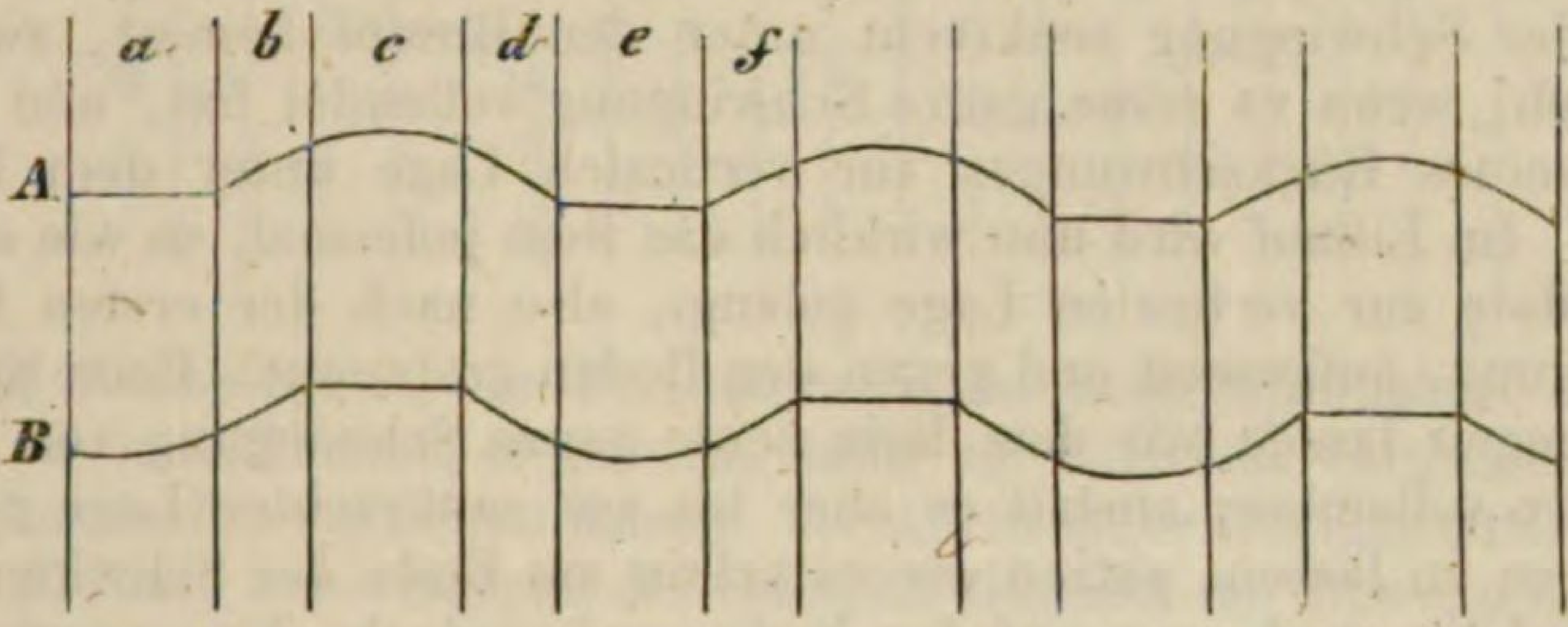
Das Laufen. Eine schnellere Art der Fortbewegung des Rumpfes durch die Beine, als das Gehen, bildet das Laufen, welches zwar auf denselben wesentlichen Bewegungen der Beine beruht, jedoch durch einige Modificationen derselben grössere und mehr Schritte in gegebener Zeit zu machen gestattet. Wir folgen auch hier der WEBER'schen Darstellung. Der wesentlichste Unterschied zwischen Laufen und Gehen besteht darin, dass an die Stelle desjenigen Zeitraumes beim Gehen, in welchem beide Beine gleichzeitig auf dem Boden stehen, beim Laufen ein Zeitraum tritt, in welchem kein Bein aufsteht, beide vom Rumpf getragen an demselben penduliren. Dieses Schweben des Rumpfes mit beiden Beinen wird erreicht, indem das tragende Bein bei jedem Schritt durch kraftvolle Streckung dem Rumpf eine Wurfbewegung ertheilt. Während beim Gehen der Schrittlänge eine bestimmte Gränze mit der halben Spannweite der Beine gesetzt ist, können wir beim Laufen den Rumpf über eine beträchtlich grössere Strecke hinwegwerfen und dadurch die Schrittlänge vergrössern. Die Dauer der Schritte wird beim

Laufen durch den Umstand verkürzt, dass während des Zeitraumes, in welchem der Körper fliegt, beide Beine gleichzeitig einen Theil ihrer Schwingung vollenden, das Bein, welches zunächst, und dasjenige, welches erst am Ende des folgenden Schrittes aufgesetzt werden soll. Beim Gehen bildet die halbe Schwingungsdauer die kleinste Schrittdauer, beim Laufen erfordert diese halbe Schwingung zwar genau dieselbe Zeit, da aber ein Theil dieser Schwingung schon während des vorhergehenden Schrittes ausgeführt worden ist, muss nothwendig die Schrittdauer kleiner werden, als beim Gehen, wo im günstigsten Falle die Schwingung am Ende des vorhergehenden Schrittes beginnt. Wird beim Laufen der Zeitraum, in welchem beide Beine fliegen, auf Null reducirt, so geht es in den Eilschritt über.

Wie beim Gehen, so kehrt auch beim Laufen an jedem Beine eine bestimmte Reihe von Bewegungen in regelmässigen Perioden wieder; die Dauer dieser Reihe entspricht der Zeit eines Doppelschrittes, oder richtiger Doppelsprunges. Wir haben in der Bewegung jedes Beines auch hier zwei Phasen zu unterscheiden: die active Phase, welche in dem Tragen und Fortbewegen des Rumpfes besteht, und die passive Phase, während welcher das Bein als Pendel am Rumpfe schwingt. Die Dauer dieser beiden Phasen verhält sich beim Laufen umgekehrt wie beim Gehen; der Zeitraum, in welchem das Bein, vom Körper getragen, schwingt, ist grösser als der, in welchem es aufsteht, während beim Gehen der letztere Zeitraum länger, oder im günstigen Falle, an der Gränze zwischen Gehen und Laufen, ebenso lang, als ersterer ist. In der activen Phase wird das am Ende seiner Schwingung aufgesetzte Bein beträchtlich im Knie- und Fussgelenk gebogen, und zwar beträchtlicher, als beim Gehen, da es eben die Aufgabe hat, den Rumpf durch kraftvolle Streckung zu werfen; im Moment der senkrechten Unterstützung des Rumpfes befindet sich daher der Schenkelkopf in geringerer Entfernung vom Fussboden, als beim Gehen. Die Pendelschwingung verläuft, wie dies aus ihrer Natur hervorgeht, auf gleiche Weise, wie beim Gehen. Aus dem Umstande, dass der Rumpf bei jedem Schritt geworfen wird, sollte man schliessen, dass er beträchtliche verticale Schwankungen erleide, bei jedem Schritt einen Bogen beschreibe; merkwürdiger Weise sind nach Gebr. Weber's directen Beobachtungen die verticalen Schwankungen beim gewöhnlichen Lauf, den sie Eillauf nennen, sogar geringer, als beim gewöhnlichen Gang, betragen nur 20—30 Mm. Da Gebr. Weber nur die Profilprojection berücksichtigten, so ist unentschieden, wie viel von dieser Grösse den seitlichen Schwankungen des Rumpfes zur abwechselnden Aequilibrirung auf einem Beine angehört. Die gleichzeitigen Zustände beider Beine leuchten wiederum am besten aus beifolgender graphischer Darstellung der Gebr. Weber ein, in welcher wie oben ein Strich den Zustand des Aufstehens, ein Bogen den Zustand der Pendelschwingung bedeutet, die obere Reihe dem einen, die untere dem anderen Bein angehört.

Betrachten wir das Bein A, so zeigt sich, dass der Zeitraum des Schwingens bcd um die Stücken $b + d$ grösser als der Zeitraum des Auf-

stehens *a* oder *e* ist. Betrachten wir die gleichzeitigen Zustände beider Beine, so zeigt sich, dass der kleinere Zeitraum, in welchem das eine Bein aufsteht, in die Mitte des längeren, in welchem das andere schwingt, fällt, wie in *c* und *e*, dass in den kleinen Zeiträumen *b*, *d* und *f* beide Beine in Schwingung begriffen sind, in *b* das am Ende des gegenwärtigen Schrittes (in *c*) aufzusetzende Bein *B* seine Schwingung eben vollendet, das erst am Ende des folgenden Schrittes (in *e*) aufzusetzende Bein *A* seine Schwingung eben beginnt, in *d* umgedreht *A* die Schwingung vollendet, *B* eine neue beginnt.



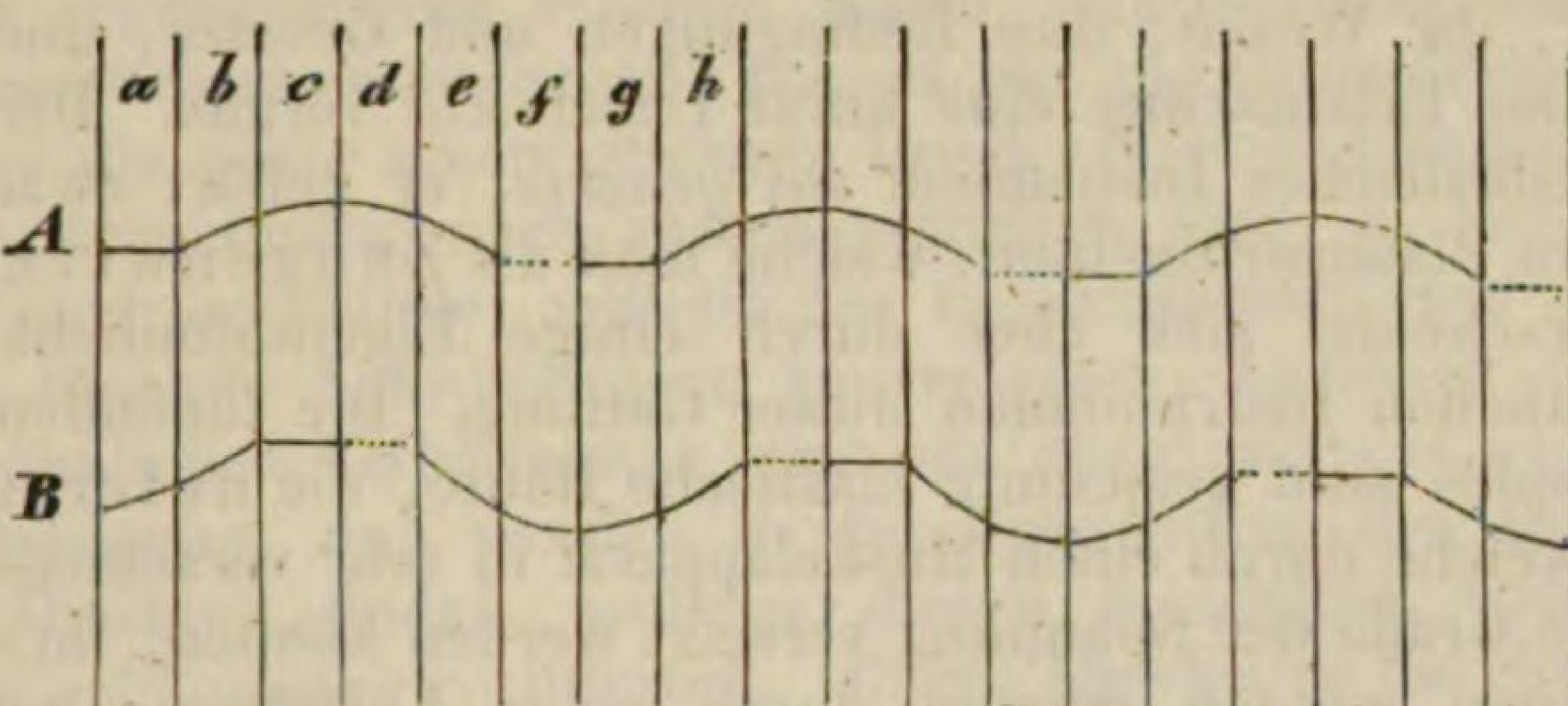
Wenn wir beim Gehen den Zeitraum, in welchem beide Beine aufstehen, bis zu Null verkürzen, wird die grösste Gehgeschwindigkeit erreicht; beim Laufen dagegen wird mit der Reduction des Zeitraumes, in welchem beide Beine schwingen, auf Null nicht die grösste Laufgeschwindigkeit erzielt. Wir können die Geschwindigkeit noch beträchtlich vergrössern, wobei aber gleichzeitig wieder der in Rede stehende Zeitraum wächst. Hieraus ergiebt sich ein wichtiger Unterschied zwischen Gehen und Laufen: während es bei ersterem für jede Schrittdauer nur eine bestimmte Schrittlänge, und für jede Schrittlänge nur eine bestimmte Schrittdauer giebt, finden wir beim Laufen zwar für jede Schrittlänge nur eine bestimmte Schrittdauer, nicht aber umgekehrt; sondern es giebt für jede Schrittdauer zwei verschiedene Schrittlängen, deren Differenz desto grösser, je länger der Zeitraum, in welchem beide Beine schweben. Die Ursache dieses Verhaltens liegt nach Gebr. Weber in dem Umstande, dass wir die Wahl zwischen zwei Höhen haben, in denen wir den Schenkelkopf über dem Boden tragen können. Einmal können wir, während der Zeitraum des gleichzeitigen Schwebens beider Beine von Null an wächst, die Schenkelköpfe allmälig niedriger tragen, und dadurch günstigere Verhältnisse für die Streckkraft herbeiführen, so dass der Rumpf weiter geworfen wird. Das andere Mal können wir umgedreht während des Wachsens jenes Zeitraumes den Schenkelkopf allmälig höher tragen, und dadurch bewirken, dass während des Wurfes das stemmende Bein, vom Rumpfe nachgezogen, den Boden früher verlässt, bevor die Schrittdauer verflossen ist, oder das andere Bein auftritt.

Als besondere Art des Laufens unterscheiden Gebr. Weber von dem gewöhnlichen Lauf, dem Eillauf, einen Sprunglauf, bei welchem der

Rumpf in grösseren Bogen geworfen wird. Der Sprunglauf unterscheidet sich von dem Eillauf durch eine beträchtlich grössere Dauer der Schritte, während die Länge der Schritte nicht nothwendig grösser, als beim Laufe, wohl aber stets grösser, als beim schnellsten Gehen ist. Die grössere Schrittdauer kommt auf folgende Weise zu Stande. Es kommt bei jedem Laufen davon, dass der in die Luft geworfene Rumpf am Ende der Fallzeit von einem der Beine aufgefangen wird, zu welchem Zweck das Bein in diesem Augenblick senkrecht gegen den Boden gestemmt sein muss. Zu dieser Unterstützung ist das Bein aber in mehreren Momenten seiner Pendelschwingung geeignet, einmal, wenn es nach Vollendung der ersten Hälfte der Schwingung senkrecht unter den Rumpf kommt, zweitens aber auch, wenn es seine ganze Schwingung vollendet hat, und in der Hälfte seines Rückschwunges zur verticalen Lage unter dem Rumpf kommt. Im Eillauf wird nun wirklich das Bein jedesmal, so wie es zum ersten Male zur verticalen Lage gelangt, also nach der ersten halben Schwingung, aufgesetzt und gegen den Boden gestemmt. Beim Sprunglauf dagegen lassen wir dem Bein seine ganze Schwingung von hinten nach vorn vollenden; anstatt es aber bis zur senkrechten Lage zurückschwingen zu lassen, setzen wir es schon am Ende der Schwingung in schräger Lage nach vorn auf den Boden auf, jedoch ohne zu stemmen in einfacher Berührung; das Stemmen gegen den Boden beginnt erst in dem Moment, in welchem der Rumpf mit dem Schenkelkopf in seiner fliegenden Bewegung senkrecht über dem Fusspunkte angelangt ist. Es leuchtet ein, dass der Rumpf beim Sprunglauf weit länger als beim Eillauf ununterstützt in der Luft schwebt; bei letzterem nur bis zur Vollendung der halben Schwingung, bei ersterem dagegen nicht allein bis zur Vollendung der ganzen Schwingung, sondern auch noch den ganzen Zeitraum lang, in welchem das vorn aufgesetzte Bein, ohne zu stemmen, den Boden berührt. Während beim Gehen und Eillauf der Zeitraum, innerhalb dessen ein Bein seine ganze Bewegungsreihe ausführt, in zwei Abtheilungen zerfiel, müssen wir bei den Bewegungen des Beines im Sprunglauf drei Phasen unterscheiden, den Zeitraum eines Doppelsprunges in drei Abtheilungen zerfällen: die erste grösste, in welcher das Bein seine ganze Schwingung vollendet; die zweite, in welcher es den Boden berührt, ohne zu stemmen; und die dritte, der vorhergehenden ohngefähr gleiche, in welcher das Bein stemmt und den Rumpf wirft. Das Verhältniss dieser Abtheilungen und das gleichzeitige Verhalten beider Beine im Sprunglauf verdeutlicht wiederum folgende Weber'sche Darstellung, in welcher Strich und Bogen dieselbe Bedeutung wie oben haben, die punktirte Linie den Zustand der Berührung des Beines mit dem Boden ohne Stemmen ausdrückt.

Es ergiebt sich, wenn wir ein Bein, z. B. *A*, betrachten, dass die Zeit der Pendelschwingung (*bcde*) etwa doppelt so gross ist, als die Zeit des blossen Aufstehens (*f*) und des Stemmens (*g*) zusammen. Eine Vergleichung beider Beine lehrt, dass, wie beim Eillauf, der Zeitraum des Aufstehens und Stemmens des einen Beines in die Mitte des Zeitraumes der Schwingung des anderen fällt. Während *A* seine Schwingung

beginnt, endigt *B* dieselbe, und während *A* seine Schwingung vollendet, beginnt *B* schon eine neue, so dass in *b* und *e*, wie beim Eillauf, beide Beine in Schwingung begriffen sind.



Die Schnelligkeit des Fortkommens ist beim Sprunglauf weit geringer, als beim Eillauf; er gewährt dafür vor letzterem Vortheile, die ihn unter Umständen vorziehen lassen. Vor Allem ist er weniger anstrengend, als der Eillauf, bei welchem der schnelle Wechsel der Bewegungen sehr bald Athemlosigkeit und Herzklopfen herbeiführt. Wir benutzen den Sprunglauf ferner, wo es gilt, bestimmte Stellen des Bodens mit jedem Sprunge zu erreichen, und wenn wir eine zu starke Beschleunigung des Körpers, die ein rasches Anhalten unmöglich macht, vermeiden wollen, so z. B. beim Bergablaufen.

Die beiden erörterten Laufarten dürfen als Normalarten betrachtet werden; sicher aber lassen sich eben so viele Unterarten derselben und ungewöhnlichere besondere Laufarten ausserdem unterscheiden, wie beim Gehen. Eine genauere Analyse dieser Laufmodificationen fehlt noch, ebenso dürfte eine noch zu erwartende genauere Untersuchung gewisser anderer, auf ebenem Boden zuweilen zur wirklichen Anwendung kommender Locomotionsarten, von denen wir nur beispielsweise das Schlittschuhlaufen, das Rückwärtsgehen erwähnen, manches Interessante bieten.

VON DER STIMME UND SPRACHE.

§. 271.

Allgemeines.[1] Die Gründe, welche die Erläuterung der Stimme und Sprache an dieser Stelle rechtfertigen, sind bereits oben angedeutet, und wenn auch die Lehre von der Mechanik der Bewegungen des menschlichen Stimm- und Sprachapparats nur einen kleinen Theil der folgenden Betrachtungen ausmachen, der grösste Theil einer Analyse der mittelbaren Wirkungen des Bewegungsmechanismus gewidmet sein wird, so bildet dennoch der Umstand, dass die Thätigkeit complicirter Muskelapparate die *conditio sine qua non* aller Ton- und Lautbildung ist,

einen ausreichenden Rechtfertigungsgrund für die Unterordnung des fraglichen Kapitels unter die Bewegungslehre.

Wir betrachten zunächst die Stimme, d. i. die Tonerzeugung auf dem eigenthümlichen Blasinstrument des menschlichen Organismus, dem Kehlkopf, ihr Wesen, ihre Bedingungen und Gesetze, und schicken der speciellen Erläuterung eine kurze Uebersicht voraus. Der Kehlkopf ist ein musikalisches Instrument *sui generis*, er gehört zwar zu jener Gattung von Blasinstrumenten, welche man als Zungenwerke bezeichnet, unterscheidet sich aber durch einige Eigenthümlichkeiten von allen künstlichen Instrumenten dieser Gattung. Die tönenden Apparate des Kehlkopfes sind gespannte elastische Häute, die unteren Stimmbänder, welche durch einen Muskelapparat in sehr verschiedene, genau abmessbare Grade der Spannung versetzt werden können; ihre tönenden Schwingungen werden erzeugt durch einen Luftstrom, welchen die Lungen bei der Exspiration durch die von den freien Rändern der Bänder eingeschlossene enge Spalte, die Stimmritze, mit verschiedener, ebenfalls willkührlich abmessbarer Kraft hindurchtreiben. Die Lungen entsprechen daher dem Blasebalg der Orgel, die Luftröhre, an deren Ausgang das Instrument angebracht ist, dem Windrohr, die vor dem Instrument befindliche Rachenhöhle mit ihren doppelten Ausgangswegen, Mund- und Nasenhöhle, dem Ansatzrohr. Die Stimmbänder sind in einen aus beweglich verbundenen Knorpelplatten zusammengesetzten Stimmkasten, den Kehlkopf, eingefügt; derselbe bildet einen Hebelapparat, an dessen Gliedern eine Anzahl animalischer Muskeln unter solchen Verhältnissen sich ansetzen, dass ihre Zusammenziehung durch die direct hervorgebrachten Hebelbewegungen mittelbar die Spannung der Stimmbänder und die Form und Weite der von letzteren begränzten Stimmritze verändern.

[1] Die wichtigsten umfassenden Arbeiten über die Stimme sind folgende. Den ersten Platz nehmen die erschöpfenden classischen Untersuchungen von J. Mueller ein, zu denen spätere Arbeiten nur wenig Neues von Bedeutung haben hinzufügen können; dieselben sind ausführlich mitgetheilt im *Handbuch der Physiologie*, Bd. II. pag. 141, und in einer Separatschrift: *über Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgan*, Berlin 1839. Vergl. ausserdem: Liskovius, *Physiologie der menschl. Stimme*, Leipzig 1846; Rinne, *über das Stimmorgan und die Bildung der Stimme*, Mueller's *Arch.* 1850, pag. 1, und E. Harless, Art.: *Stimme* in R. Wagner's *Hdwrtrb. d. Phys.*, Bd. IV. pag. 505. Eine theoretische Grundarbeit über das Wesen der Tonerzeugung auf Zungenwerken, zu denen der Kehlkopf gehört, hat W. Weber in Poggendorf's *Annalen der Physik*, Bd. XVI. u. XVII. gegeben.

§. 272.

Der Mechanismus des Stimmorgans. Das Stimmorgan zerfällt, wie die Einleitung lehrt, in einen wesentlichen Theil, das eigentliche tongebende Instrument, und in Hülfsapparate, die Windladen mit dem Windrohr und das Ansatzrohr. Es versteht sich von selbst, dass eine specielle Mechanik der Respiration hier keinen Platz finden kann; allein

es ist unerlässlich, einige zur Tonbildung im Kehlkopf in wichtiger Beziehung stehende Verhältnisse der Winderzeugung durch die Lungen kurz zu besprechen.

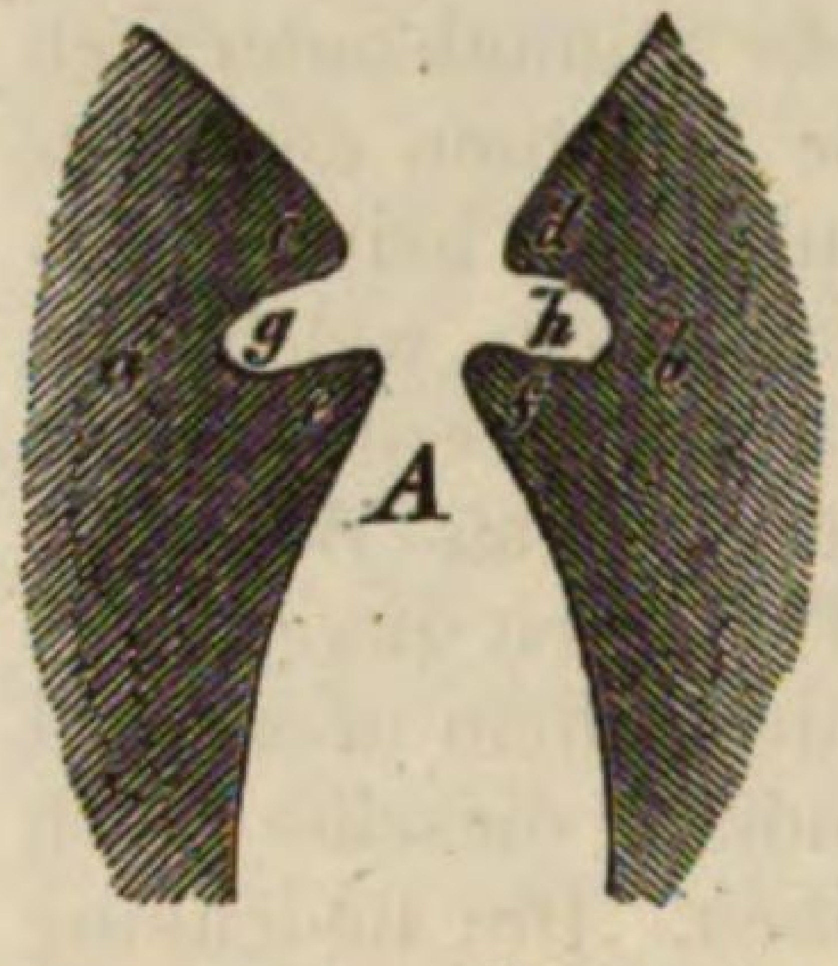
Von den beiden entgegengesetzten Luftströmungen, welche die Lungen in regelmässigem Wechsel durch Vergrösserung und Verkleinerung ihres Volumens erzeugen, kommt nur die Exspirationsströmung, bei welcher die unter einen gewissen Druck versetzte Lungenluft durch die Stimmritzenöffnung nach aussen getrieben wird, in Betracht. Wir sind zwar auch im Stande, mittelst des Inspirationsstromes die Stimmbänder in tönende Schwingungen zu versetzen, bedienen uns jedoch unter gewöhnlichen Verhältnissen stets nur des Exspirationsstromes zur Tonerzeugung, und werden in der Einrichtung des Instrumentes manchen Umstand finden, welcher diesen einseitigen Gebrauch der Windladen vollkommen rechtfertigt. Damit überhaupt die Stimmbänder durch den Exspirationsstrom in tönende Vibrationen gerathen, ist (unter Voraussetzung der nöthigen Spannung der Bänder und Enge der Stimmritze) eine bestimmte Kraft, mit welcher derselbe gegen die Bänder strömt, erforderlich. Die Grösse dieser Kraft ist von verschiedenen Umständen, insbesondere von der Höhe und der Intensität des Tones abhängig. Der einfache Exspirationsdruck beim gewöhnlichen Athmen reicht nicht aus, einen Ton hervorzubringen. Wie gross der Minimaldruck sei, welcher unter den günstigsten Verhältnissen einen Ton erzeugen kann, ist nicht ermittelt; es ist ebenso schwierig, denselben direct zu bestimmen, als ihn aus anderweitigen Daten mit einiger Zuverlässigkeit zu berechnen. Wir haben zwar durch neuere Untersuchungen die Grösse des Druckes kennen gelernt, welchen die elastischen Kräfte des ausgedehnten Lungengewebes im Zustand der tiefsten und der gewöhnlichen Inspiration auf die in den Lungen eingeschlossene Luft auszuüben im Stande sind, allein mit diesen Werthen ist für die vorliegende Frage wenig anzufangen; es lässt sich daraus nicht einmal ohne Weiteres berechnen, unter welchem Druck die Luft, während sie bei einer ruhigen Exspiration (ohne Mitwirkung der Exspirationsmuskeln) durch die Stimmritze ausströmt, sich befindet, da dieser Druck ja mit der Weite der Stimmritze und mit der Grösse der Widerstände, welche auf dem Wege bis zur Stimmritze dem Luftstrom entgegenstehen, sich ändert. Harless wies auf indirectem Wege nach, dass der einfache Exspirationsdruck nicht zur Tonerzeugung ausreicht, indem er ermittelte, dass auch bei dem leisesten Ton die in gegebener Zeit ausströmende Luftmenge beträchtlicher ist, als bei einer nicht tönenden Exspiration. Aus seinen Versuchen ergab sich, dass die tiefen Töne die geringste Druckzunahme erfordern, eine weit grössere die hohen Töne, bei denen auch eine grössere Enge der Stimmritze direct beobachtet ist. Offenbar dürfen wir den Druck, welchen die Luft auf die Stimmbänder ausübt, demjenigen Druck, unter welchem ein Theil der Seitenwand der Trachea während der Exspiration steht, gleichsetzen; wir können daher die Grösse des ersteren bei tönenden Exspirationen von verschiedener Höhe und Intensität des Tones erfahren, wenn wir den Seitendruck auf die

Trachealwand durch ein eingefügtes Manometer, welches dem Luftstrom aber kein Hinderniss in den Weg legen darf, bestimmen. Aus begreiflichen Gründen können zu solchen Beobachtungen nur die äusserst seltenen Fälle von Trachealwunden unter sonst günstigen Verhältnissen Gelegenheit bieten, und wirklich verdanken wir Cagniard Latour einige wenige, freilich nicht erschöpfende Bestimmungen, welche er an einem mit einer Luftröhrenfistel versehenen Menschen ausführte. Er band einen Wassermanometer in die Trachea und beobachtete, dass der Seitendruck in derselben beim Singen eines mittleren Tones einer Wassersäule von 160 Mm. Höhe (= 12,3 Mm. Quecksilber) das Gleichgewicht hielt, beim Steigen des Tones ohne Veränderung der Intensität auf 200 Mm. (= 15,3 Mm. Quecksilber) stieg, beim lauten Ausrufen eines Namens aber eine Höhe von 945 Mm. (= 72,6 Mm. Quecksilber) erreichte. Diese Zahlen können natürlich nur eine ohngefähre Vorstellung von den gesuchten Grössen und ihrem Wechsel mit der Veränderung der Tonhöhe und Intensität geben. Am ausgeschnittenen Kehlkopf, für welchen wir die Lungen durch ein künstliches Gebläse ersetzen, sind wir zwar im Stande, die Grösse des Seitendruckes leicht zu bestimmen, haben aber aus verschiedenen Gründen kein Recht, die gefundenen Zahlen als die wahren Werthe für die entsprechenden Verhältnisse im Leben zu betrachten. Complicirt werden die Verhältnisse dadurch, dass eine Vermehrung der Pression der gegen die Stimmbänder strömenden Luft in zweierlei Sinn verändernd auf die Beschaffenheit des erzeugten Tones wirken kann, einmal die Intensität verstärkend, zweitens denselben erhöhend. Wir werden unten sehen, dass bei gegebener Spannung der Stimmbänder durch die Muskeln des Stimmkastens eine Erhöhung des Luftdrucks den ursprünglich ansprechenden Ton erhöht, während umgedreht, wenn die Erhöhung des Luftdrucks eine einfache Verstärkung eines Tones bei gleichbleibender Höhe erzeugen soll, eine compensirende Abspannung der Stimmbänder stattfinden muss. Ein Ton von bestimmter Höhe und Intensität kann daher bei verschiedenen Graden des Luftdruckes zu Stande kommen; bei höherem Luftdruck, wenn ein Theil desselben zur Erhöhung des Tones bei schlaffen Bändern verwendet wurde, bei geringerem Druck, wenn die erforderliche Höhe des Tones durch den Spannungsgrad der Bänder allein erreicht war. Aus dem Umstand, dass die Tonhöhe von der Windstärke abhängig ist, geht hervor, dass wir das Aushalten eines bestimmten Tones bei gegebener Stimmbandspannung nicht einfach durch eine gleichmässig fortgesetzte Anstrengung der Exspirationsmuskeln erreichen können. Der Druck, unter welchem die Luft steht, nimmt, wie wir bei der Lehre von der Respiration erörtert haben, mit der Dauer der Exspiration in Folge der stetigen Verringerung der elastischen Kräfte der Lungen selbst continuirlich ab. Es erfordert daher das Aushalten des Tones entweder eine die Abnahme der Pression der Luft compensirende Zunahme der Stimmbandspannung, oder eine im Verhältniss zur Abnahme der elastischen Kräfte der Lungen wachsende Energie der Exspirationsmuskeln. Je tiefer der Ton, je geringer also der überhaupt zur Ansprache desselben

erforderliche Druck, desto längere Zeit hindurch können wir die Muskelenergie vermehren, ohne dass sie ihr Maximum erreicht, oder die Ermüdung eine Gränze setzt; je höher der Ton, je höher also der ursprünglich erforderte Grad von Muskelenergie, desto geringerer Spielraum ist für die Steigerung derselben gelassen; bei den höchsten Tönen ist das Verhältniss am ungünstigsten, weil bei denselben die Stimmbänder sich im Maximum der Spannung befinden, demnach die Abnahme der Luftpression nicht durch Vermehrung dieser Spannung, wie bei tieferen Tönen, compensirt werden kann. Aus diesen Thatsachen, welche bei Erörterung der Tonbildung genauer zur Sprache kommen werden, geht hervor, dass bei dem Gebrauch der Respirationsorgane als Windlade den Exspirationsmuskeln eine weit complicirtere Thätigkeit zugewiesen ist, als den Balkentretern an der Orgel, indem sie nicht allein überhaupt eine bestimmte Windstärke hervorzubringen, sondern dieselbe auch unter sehr variablen Verhältnissen zu reguliren haben. Die Bedeutung der Trachea als Windrohr, insbesondere die Frage, ob eine Verlängerung und Verkürzung derselben von Einfluss auf die Tonhöhe und ob ein Mechanismus zu dieser Längenveränderung vorhanden und in Gebrauch ist, findet später einen passenderen Platz.

Wir wenden uns zu dem Haupttheil des menschlichen Instrumentes, zu dem Mechanismus des Stimmkastens, des Kehlkopfes selbst. Wir setzen natürlich eine genaue Bekanntschaft mit den anatomischen Verhältnissen voraus, die wir hier nur so weit, als zur Erläuterung des Mechanismus unumgänglich nothwendig, berühren können. Der Kehlkopf kann als ein trichterförmig nach oben sich erweiterndes Endstück der Luftröhre betrachtet werden; es entspricht indessen weder sein Querschnitt, noch sein Längsschnitt genau der Trichterform. Die vordere, aus den zwei im Winkel zusammenstossenden Platten des Schildknorpels gebildete Wand ist beträchtlich höher, als die hintere von der Platte des Ringknorpels und den aufsitzenden Giesskannenknorpeln gebildete, welche nur in ihrem untersten Theile unmittelbar mit der vorderen Wand zusammenstösst, in ihrem oberen Theile dagegen beträchtliche seitliche Lücken frei lässt, und einen mittleren senkrechten Spalt, den Raum zwischen den beiden Giesskannenknorpeln, zeigt. Die beiden vorderen oder Stimmfortsätze der Giesskannenknorpel ragen von hinten her ziemlich weit in die Höhle des knorpligen Kehlkopfes hinein. Die Gestalt des Hohlraumes des Kehlkopfes ist indessen durchaus nicht durch die Form des Knorpelgerüstes allein bestimmt, sondern hauptsächlich durch die Weichtheile, welche einen Theil der Höhle ausfüllen, und dieselbe in ihrem mittleren Theile in der Richtung von vorn nach hinten zu einem schmalen Spalt reduciren. Von einem Punkt der Innenseite der vorderen Kehlkopfwand aus, welcher so ziemlich in der Mitte der Höhe des vorderen Längswinkels liegt, sind quer durch die Höhle zwei Bänderpaare divergirend nach der hinteren Wand ausgespannt. Die beiden unteren dieser Bänder setzen sich an die vorspringenden Stimmfortsätze des rechten und linken Giesskannenknorpels, die oberen weiter oben an dieselben Knorpel an. Da die beiden unteren und ebenso die

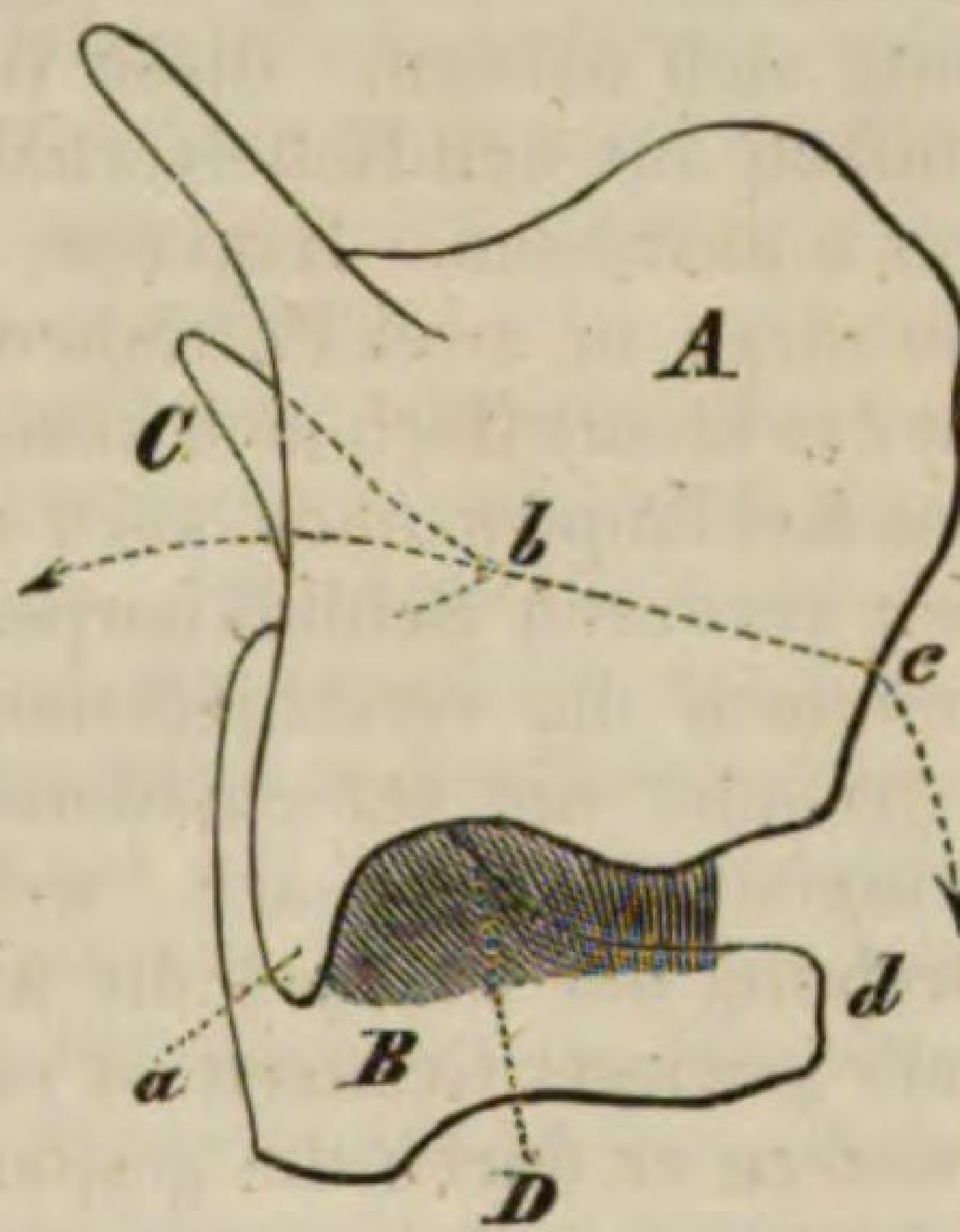
beiden oberen Bänder von dem gemeinschaftlichen vorderen Ursprungspunkt nach hinten divergiren, begränzt jedes der Paare eine mittlere, von vorn nach hinten breiter werdende Spalte, die Stimmritze, von deren wechselnder Form sogleich näher die Rede sein wird. Da ferner der hintere Ansatzpunkt des oberen Bandes höher liegt, als der des unteren derselben Seite, so begränzen auch die Bänder einer und derselben Seite einen vertical gestellten, ebenfalls nach hinten sich verbreiternden Spalt. Die beschriebenen Bänder, die oberen und unteren Stimmbänder, sind jedoch nicht frei durch die Kehlkopfhöhle gespannt, sondern bilden jederseits die inneren freien Kanten zweier von rechts und links her in die Kehlkopfhöhle hineinragender Schleimhautfalten.



Durchschneiden wir den Kehlkopf in einer von rechts nach links gerichteten Verticalebene, etwa in der Mitte zwischen vorderer und hinterer Wand, so erhalten wir die in der Figur gezeichnete Durchschnittsform des für die Luft frei gebliebenen Hohlraumes *A* des Kehlkopfes. *a* und *b* sind die durchschnittenen, theilweise mit Muskelfasern ausgefüllten Schleimhautduplicaturen, welche von rechts und links her gegen die Mitte einspringen, *e f* die Durchschnitte der beiden von den unteren Stimmbändern gebildeten freien Kanten, *b d* die Durchschnitte der oberen Stimmbandkanten. Zwischen dem oberen und unteren Stimmband jeder Seite bilden die Schleimhautfalten eine Einbuchtung, der Luftraum daher eine taschenförmige Ausbuchtung, den sogenannten MORGAGNI'schen Ventrikel, welchen *g* und *h* im Durchschnitt darstellen. Es lehrt demnach die Figur, dass der Weg für den Exspirationsstrom in der verticalen Querebene am Ende der Trachea sich beträchtlich verjüngt, oberhalb der unteren Stimmbänder, welche den engsten Theil begränzen, wieder etwas erweitert wird, um durch die vorspringenden oberen Stimmbänder von Neuem zur Spalte verengt zu werden, und endlich kegelförmig erweitert in den Raum der Rachenhöhle übergeht. Dieser obere trichterförmige Ausgang kann durch eine Klappe, die an der vorderen Kehlkopfwand angeheftete, nach hinten niederschlagbare Epiglottis gedeckt werden.

Das Gehäuse des Stimmkastens besteht aus einer Anzahl durch Gelenke mit einander verbundener, in bestimmten Richtungen durch besondere Muskeln gegeneinander beweglicher Knorpel; das Resultat der verschiedenen Thätigkeitsweisen dieses Mechanismus ist, so weit es zur Stimmbildung in Beziehung steht, im Wesentlichen ein zweifaches: einmal eine Vermehrung oder Verminderung der Spannung der tongebenden unteren Stimmbänder durch Entfernung oder Näherung ihrer Ansatzpunkte, zweitens eine Veränderung der Form, Weite und Lage des von ihnen begränzten Spaltes, der Stimmritze. Ausserdem ist hinzuzufügen, dass der Mechanismus als Ganzes durch Muskelwirkung auf- und niedergehoben werden kann. Diese Resultate werden

durch folgende Einrichtungen des Kehlkopfes vermittelt. Das wichtigste derselben, die An- und Abspannung der Stimmbänder, beruht auf einer Bewegung des Ring- und Schildknorpels gegeneinander in dem Gelenk, welches die unteren Hörner des letzteren zu beiden Seiten mit dem Ringknorpel verbindet. Beifolgende Figur dient zur Veranschaulichung; sie stellt eine Seitenansicht des Kehlkopfes mit dem Schildknorpel *A*, dem Ringknorpel *B* und dem nur mit seinem Horn hervorragenden rechten Giesskannenknorpel *C* dar; der Vocalfortsatz des letzteren mit dem von ihm aus zur Vorderwand gespannten unteren Stimmband ist durch punktirte Linien angedeutet. Sollen die unteren Stimmbänder gespannt werden, so kommt es darauf an, den Abstand *bc* zu vergrössern; dies geschieht, indem sich der Schildknorpel um eine durch *a* gehende horizontale Querachse bei fixirtem Ringknorpel nach vorn dreht, so dass *c* den durch den Pfeil angedeuteten Bogen nach vorn beschreibt, oder indem bei fixirtem Schildknorpel der Ringknorpel mit den unverrückt festgehaltenen Giessknorpeln die entgegengesetzte Drehung um dieselbe Querachse ausführt, so dass die hinteren Ansatzpunkte der Bänder (*b*) mit den Vocalfortsätzen den ebenfalls angedeuteten Bogen nach rückwärts beschreiben, während der vorderste Punkt *d* des vom Ringknorpel gebildeten Winkelhebels sich dem unteren Rand des Schildknorpels nähert. Das Gelenk zwischen Ringknorpel und unterem Horn des Schildknorpels jeder Seite ist ein einfaches Drehgelenk mit gerade nach aussen sehenden Concavitäten am Ringknorpel, in welche die schwachen Convexitäten des Hornes passen; die Achse des Gelenkes geht gerade horizontal von rechts nach links, die Verlängerungen der Achsen beider Seiten bilden eine gerade Linie. In diesem Gelenk ist demnach nur eine einfache Drehung der beiden Knorpel gegeneinander in einer verticalen, gerade von vorn nach hinten gerichteten Ebene möglich.



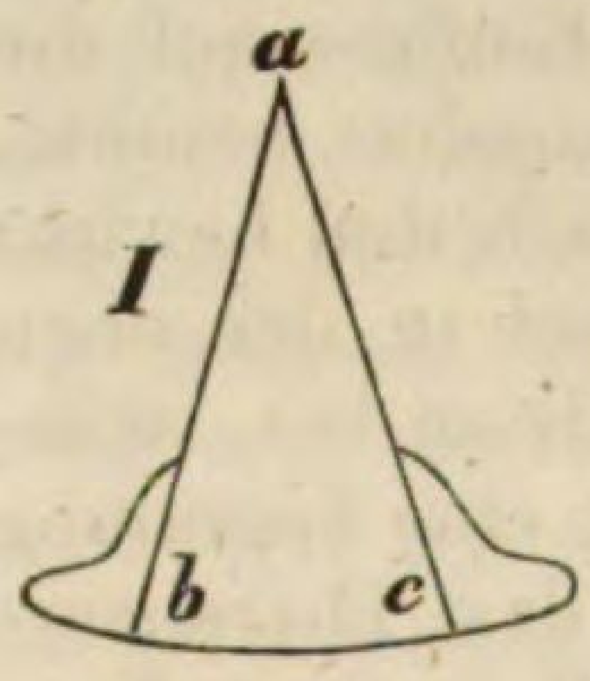
Harless läugnet, dass die Bewegung um eine durch die kleinen Hörner gehende feststehende Achse geschehe, indem er sich durch Messungen überzeugt zu haben glaubt, dass bei einer Drehung des Schildknorpels nach vorwärts oder rückwärts auch das kleine Horn sich nach vor- und rückwärts verschiebe; die Beweiskraft der Versuche, auf welche Harless diese Angabe basirt, ist indessen verschiedener Fehlerquellen wegen zweifelhaft. Selbst wenn aber eine kleine Verschiebung der Gelenkflächen aneinander in der Richtung von vorn nach hinten stattfindet, ist dieselbe im Vergleich mit dem Umfang der Bogenbewegung der vorderen Punkte des Schildknorpels jedenfalls so unbedeutend, dass wir sie ohne Fehler vernachlässigen und eine feste Gelenkachse annehmen können. Der Muskel, welcher die Drehung der beiden Knorpel gegeneinander

ausführt, ist bekanntlich der *m. cricothyreoideus*, dessen Lage und Faserrichtung durch die Schraffirung *D* angedeutet ist. Es zeigt sich, dass die vordersten vom Drehpunkt entferntesten Fasern sehr steil, ziemlich senkrecht verlaufen, die hinteren dagegen an das kleine Horn sich ansetzenden allmälig divergirend mehr und mehr der horizontalen Richtung sich nähern. Diese Richtungsverschiedenheiten erklären sich sehr einfach aus den Hebelverhältnissen, wenn wir die Bewegung als Drehung um *a* auffassen. Harless, welcher den Muskel der Faserrichtung nach geradezu in zwei Portionen scheidet, lässt durch die hintere, schräge, an das kleine Horn sich ansetzende, eben dieses bei der Vorwärtsbewegung des Kehlkopfes nach vorn schieben, während die vordere steile Partie den vorderen Schildknorpelrand im Bogen nach abwärts zieht. Wenn demnach die verschiedenen Contractionsgrade der beiderseitigen Cricothyreoidei die verschiedenen Spannungsgrade der Bänder *b c* hervorbringen, so fragt sich, welcher Antagonist durch die entgegengesetzte Drehung der Knorpel die Abspannung der Bänder hervorbringt. Innerhalb gewisser Gränzen ist ein solcher Antagonist vollkommen entbehrlich, insofern er durch die gespannten elastischen Bänder selbst, welche vermöge ihrer mit der Spannung wachsenden elastischen Kräfte fortwährend ihre natürliche Länge wieder herzustellen streben, ersetzt wird. Es bedarf daher, wenn die ausgedehnten Bänder bis auf diese Länge verkürzt und dadurch zugleich erschlafft werden sollen, nur eines Nachlasses der spannenden Wirkung, also einer Erschlaffung der Cricothyreoidei. Soll indessen der Abstand der beiden Endpunkte der Bänder *b* und *c* noch kleiner gemacht werden, als er bei der natürlichen Länge der Bänder und der natürlichen Stellung der Knorpel in der Ruhe ist, so muss dies durch Muskelwirkung geschehen, und zwar geschieht diese Annäherung von *b* und *c* durch den *musculus thyreoarytaenoideus*, welcher jederseits quer durch den inneren Kehlkopfraum von vorn nach hinten innerhalb jener Schleimhautfalte, deren freie Ränder die Stimmbänder bilden, etwas nach hinten mit letzteren convergirend verläuft. Er entspringt bekanntlich von der inneren Wand des Schildknorpels ohnweit des Winkels der beiden Platten in einer der Kante parallelen Linie und setzt sich an den unteren Theil der Aussenseite des Giesskannenknorpels seiner Seite an. Die Wirkung dieses Muskels kann, jenachdem der vordere oder hintere Ansatzpunkt als *punctum fixum* betrachtet wird, verschieden interpretirt werden. Ist der Schildknorpel fixirt, so strebt der Muskel die Giesskannenknorpel nach vorn zu ziehen, da er sich aber unter einem sehr beträchtlichen Winkel mit der Beugungsebene derselben ansetzt, ausserdem auch noch durch antagonistische Thätigkeit der Cricoarytaenoidei die Fixirung der Giesskannenknorpel auf dem Ringknorpel hergestellt wird, so folgt der letztere mit ersteren dem Zuge der Thyreoarytaenoidei, indem er sich in seiner Gelenkverbindung mit dem Schildknorpel nach vorn dreht. Denken wir uns umgedreht den Ringknorpel und mit ihm die Giesskannenknorpel fixirt, so dreht der Muskel die Vorderwand des Schildknorpels in ebendemselben Gelenk nach hinten. In beiden Fällen ist eine gegenseitige

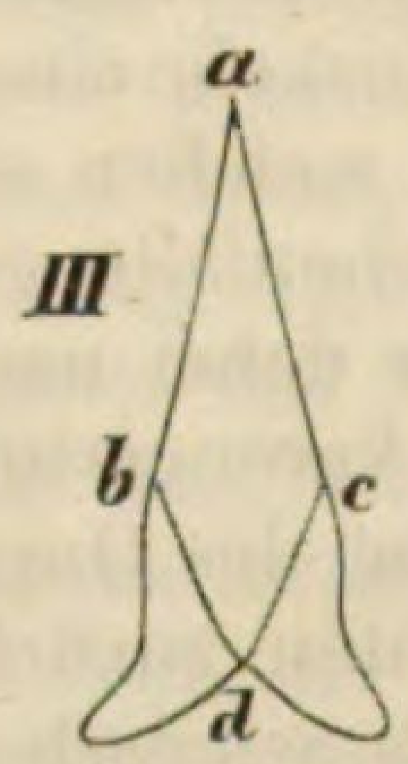
Näherung der Punkte *b* und *c* obiger Figur, mithin eine Verkürzung der Stimmbänder das nothwendige Resultat. Ueber die Mechanik der Kehlkopfmuskeln im Allgemeinen und so auch über die Wirkungen des in Rede stehenden Thyreoarytaenoideus sind viel widersprechende Meinungen aufgestellt, demselben zum Theil sehr absonderliche Bestimmungen angekünstelt worden; manche derselben sind denkbar, aber schwer zu erweisen. Wir werden unten sehen, dass noch sehr wesentliche physikalische Fragen, die tönenden Schwingungen der Stimmbänder betreffend, streitig sind; dahin gehört auch die Frage, wie weit die nach aussen von dem freien Rande (dem eigentlichen Stimmbande) befindlichen Theile der Schleimhautfalte, der sogenannte Stimmbandkörper an den tönenden Schwingungen sich betheiligt. Ist diese Betheiligung eine wesentliche, so ist leicht einzusehen, dass ein innerhalb der Falte verlaufender Muskel durch seine Zustände wesentlichen Einfluss auf die Schwingungsverhältnisse ausüben muss. Harless ist besonders bemüht, diesen Einfluss festzustellen und näher zu detailliren. Nach ihm bewirkt eine Drehung des Schildknorpels gegen den Ringknorpel in der oben beschriebenen Weise nur eine Spannung des Stimmbandrandes, während der Stimmbandkörper dabei erschlafft bleiben soll; eine Spannung des letzteren soll nur durch gleichzeitige Contraction des Thyreoarytaenoideus zu Stande kommen. Es versteht sich von selbst, dass diese Contraction von der Energie seiner Antagonisten der Cricothyreoidei überboten werden muss, da sie ja sonst eine Abspannung der Stimmbandränder durch Näherung ihrer Endpunkte herbeiführen würde. Eine gleichzeitige möglichste Kürze und Schlaffheit der Stimmbandränder und Stimmbandkörper lässt Harless bei schlaffem Thyreoarytaenoideus durch den *cricoarytaenoideus lateralis* bewerkstelligt werden. Wir müssen bekennen, dass uns dieser Theil der Harless'schen Darstellung der Kehlkopfmechanik doch nicht völlig klar erscheint. Die vielfach vertheidigte Ansicht, dass die Contraction der in Rede stehenden Muskeln einen Druck auf die Seitentheile der Stimmbänder ausübe, durch welchen sie eine Erhöhung des Tones der Zunge hervorbringen, hat ebenfalls gewichtige Gründe gegen sich, mag man annehmen, dass sie dabei nach Art der Stopfen bei den künstlichen Zungenpfeifen durch Verengerung des Luftraumes unter den Zungen, oder durch Verkleinerung des Querschnittes der schwingenden Theile wirken, worauf wir unten zurückkommen. Am unbegründetsten erscheint mir die ebenfalls wiederholt aufgetauchte Ansicht, dass die eigentlichen Stimmbänder, also die freien Ränder der Falten, sich wie Sehnen zu den Fasern der Thyreoarytaenoidei verhalten, so dass eine Contraction der letzteren einmal durch Vergrösserung der Breite der Bänder auf Kosten ihrer Länge, zweitens durch Veränderung ihrer Elasticitätscoefficienten auf die Tonbildung einen wichtigen Einfluss ausübe. Muskelfasern und elastische Fasern der Bänder laufen parallel, gehen aber keineswegs ineinander über. Der freie Stimmbandrand verhält sich, wie Harless richtig bemerkt, viel eher wie eine verbreiterte Fascie als wie eine Sehne des Muskels. Kurz es sind nicht einmal die nächsten mechanischen Wirkungen der Contraction

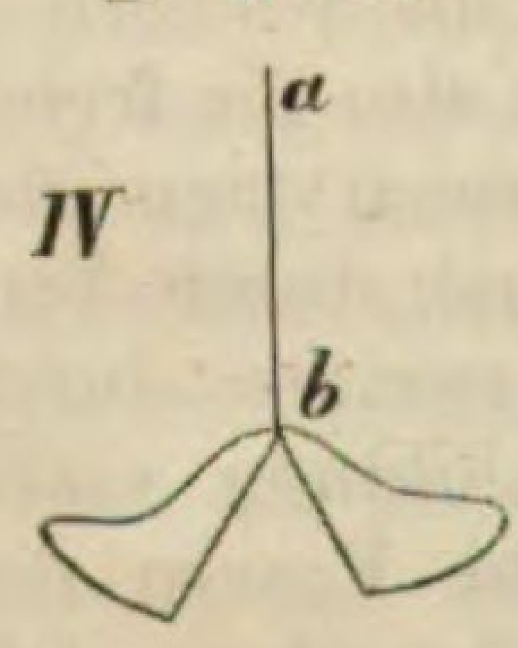
des Thyreoarytaenoideus, viel weniger die mittelbaren zur Tonbildung in Beziehung stehenden Effecte derselben über allen Zweifel aufgeklärt.

Noch complicirter als der eben erörterte Theil des Kehlkopfmechanismus ist ein zweiter, der *Mechanismus der Giesskannenknorpel*; auch hier stossen wir noch auf Unklarheiten über die Art der Bewegungen, über die Muskeln, welche sie hervorbringen, und ganz besonders über die Wirkungen der verschiedenen Bewegungen. Es liegt zu Tage, dass die wesentlichen Folgen der Stellungsveränderungen der Giessbecken *Gestaltveränderungen* der von den tönenden Zungen begränzten Spalte, der *Stimmritze* sind. Wir haben folgende *Grundmodificationen der Stimmritzenform* zu unterscheiden. Entweder bildet die Stimmritze, wie in *I*, ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Spitze der Vereinigungspunkt *a* der Stimmbänder an der inneren Schildknorpelfläche, dessen Basis die Innenfläche des Ringknorpels zwischen den weit auseinander gewichenen Giesskannenknorpeln darstellt. Oder *II* die Stimmritze bildet eine lineare Spalte von ihrem vordersten bis zum hintersten Punkt, in ihrem vordersten Theil begränzt durch die parallelen Stimmbandränder, hinten durch die aneinander gerückten Innenflächen der Giesskannenknorpel. Oder *III* die Stimmritze hat eine rautenförmige Gestalt, indem die Ränder der Stimmfalten von ihrem vorderen Vereinigungspunkt *a* bis zu ihren Ansatzpunkten *b c* an den Vocalfortsätzen der Giesskannen nach hinten divergiren, die Innenränder der Giesskannenknorpel selbst aber von letzteren Punkten aus nach hinten convergiren und sich zuletzt in einem Punkte mit ihren hintersten Enden vereinigen. Die vierte Grundform, *IV*, ist diejenige, bei welcher der vordere Theil der Spalte *ab*, so weit er von den Stimmbanrändern begränzt wird, linear ist, der hintere von den Innenflächen der Giesskannenknorpel begränzte Theil dagegen für sich ein Dreieck darstellt, dessen Spitze der Berührungspunkt *b* der beiden Vocalfortsätze, dessen Basis die Ringknorpelwand zwischen den auseinander gewichenen hinteren Enden der Giesskannen bildet. Da nur der vordere Theil der Glottis, so weit er von den Stimmbändern selbst begränzt ist, für die Tonbildung direct in Betracht kommt, der hintere zwischen den Giessbecken liegende dagegen zunächst nur als Ausweg für den Luftstrom dient, so unterscheidet man ersteren als „*Stimmritze*“ im engeren Sinne des Wortes von letzterem als *Athmungsritze*. Indirect ist allerdings auch die Athmungsritze von Einfluss auf die Tonbildung, insofern









sie bei gegebener Enge und Kürze der eigentlichen Stimmritze durch Verengerung oder Erweiterung ihres Lumens die Windstärke innerhalb gewisser Gränzen reguliren kann, demnach als eine Art von Ventil fungirt. Es fragt sich nun, wie die beschriebenen Grundformen der Glottis hergestellt werden, durch welche Bewegungen der Giesskannenknorpel und durch welche Muskelaction. Die möglichen Bewegungen der Giesskannenknorpel und ihr Umfang müssen sich aus einer genauen Analyse ihrer Gelenkverbindung mit dem Ringknorpel eben so sicher ableiten lassen, als die Bewegungen des Oberschenkels aus der Analyse des Hüftgelenks; die Aufgabe ist indessen durch die Kleinheit der Gelenkflächen wesentlich erschwert. Auf dem oberen Rande der Ringknorpelplatte befindet sich zu jeder Seite zwischen dem hinteren höchsten Gipfel und der Stelle, an welcher die Platte ziemlich steil nach vorn abfällt, eine längliche Gelenkfläche, welche gegen den Horizont etwa 45—50° geneigt ist, und in Folge der Rundung der hinteren Ringknorpelwand mit ihrem langen Durchmesser nicht gerade von rechts nach links, sondern schräg von hinten und innen nach aussen und vorn gerichtet ist. Ein in dieser Richtung geführter senkrechter Durchschnitt zeigt, dass die Fläche nicht eben ist, sondern an ihrem äusseren Ende eine geringe Einbiegung erleidet. In der hierauf senkrechten Richtung ist die Fläche mässig gewölbt, an ihrem äusseren Ende etwas breiter als an dem inneren. Die Gelenkfläche gleicht daher im Allgemeinen einem Sattel. Auf diesem Sattel reitet der Giesskannenknorpel mit einer Fläche, welche nicht durchweg ein genauer Abdruck des Sattels am Ringknorpel, und mit demselben durch eine ziemlich lockere, nur in gewissen Richtungen straffere Kapsel verbunden ist, so dass der Giesskannenknorpel eine vielseitigere und umfangreichere Beweglichkeit besitzt, als nach einer einseitigen Betrachtung der dem Ringknorpel angehörigen Flächen wahrscheinlich ist. Directe Beobachtung hat gelehrt, dass sich bei verschiedenen Stellungen des Giesskannenknorpels die Gelenkflächen in sehr verschiedenem Umfang berühren, bald in einer grösseren Fläche, bald in einer Linie, bald gar nur in wenigen Punkten. Anstatt uns auf die schwierige Beschreibung der Giesskannengelenkfläche einzulassen, wollen wir kurz die in dem Gelenk möglichen Bewegungsarten selbst erörtern. Die wichtigste Bewegung scheint uns die Charnierbewegung zu sein, bei welcher sich der Giesskannenknorpel um eine dem Längsdurchmesser der Gelenkfläche parallele Achse dreht; der oben beschriebenen Richtung dieser Fläche zufolge muss bei dieser Drehung (nach rückwärts) der *processus vocalis* einen Bogen nach oben, aussen und hinten beschreiben, demnach, wenn die Bewegung gleichzeitig von beiden Giesskannenknorpeln ausgeführt wird, die hinteren Enden der Stimmbänder von einander entfernt und etwas gehoben; zugleich auch die Bänder etwas gespannt werden, sobald ihr vorderer Endpunkt am Schildknorpel fixirt ist. Die Spannung ist indessen ohne Bedeutung, da die Stimmbänder bei der Form und Weite, welche die Stimmritze durch die fragliche Drehung erhält, überhaupt aus den zur Stimmbildung geeigneten Verhältnissen gebracht werden. Die Muskeln, welche diese Bewegung der Giesskannenknorpel ausführen,

sind ohnstreitig die *cricoarytaenoidei postici;* zieht man an denselben in der Richtung ihrer Fasern, so dreht sich der Giesskannenknorpel unfehlbar um die genannte Achse. Es fragt sich, welcher Antagonist den Knorpel um dieselbe Achse nach innen und vorn dreht. Theilweise ist ein solcher wohl durch die Elasticität der Stimmbänder, die ja durch die Auswärtsdrehung etwas gespannt werden, erspart; theilweise, und wo die Elasticität nicht in Wirksamkeit treten kann, wird ein solcher wohl durch den Thyreoarytaenoideus repräsentirt, dessen Fasern zwar nicht in der Drehungsebene verlaufen, aber doch keinen rechten Winkel mit derselben bilden, und vielleicht bei der fraglichen Wirkung durch eine gleichzeitige Thätigkeit der *cricoarytaenoidei laterales* unterstützt werden. Letztere allein als Antagonisten der Postici zu betrachten, scheint mir unbedingt falsch. Das Resultat ihrer Contraction ist vielmehr eine Drehung des Giesskannenknorpels um eine Achse, welche senkrecht auf der Achse der oben beschriebenen Beugungsbewegung steht und von einem Punkte der Basis des Giesskannenknorpels durch dessen oberste Spitze geht. Bei dieser Drehung, welche durch die Schlaffheit der Kapselbänder und die Form der Giesskannengelenkfläche möglich gemacht wird, dreht sich der Vocalfortsatz nach innen und etwas nach oben, der hinterste Punkt des Innenrandes des Knorpels dagegen nach aussen und etwas nach unten, so dass das Resultat der auf beiden Seiten ausgeführten Drehung die Schliessung der eigentlichen Stimmritze zur engen Spalte durch Näherung der Spitzen der Vocalfortsätze, und die Eröffnung der dreieckigen Athmungsöffnung ist, wie Figur *IV* oben schematisch darstellt. Die Verengerung oder gänzliche Schliessung der Athmungsritze wird durch eine Thätigkeit der eigenen Giesskannenknorpelmuskel, des *arytaenoideus transversus* und *obliquus*, zu Stande gebracht. Contrahiren sich diese Muskeln, so streben sie die einander zugewendeten Innenflächen der beiden Giesskannenknorpel einander zu nähern. Das Gelenk gestattet in dieser Richtung keine Charnierbewegung um eine feststehende Achse, welche in querer Richtung senkrecht zur oben beschriebenen Beugungsachse durch den Gelenkwulst des Ringknorpels ginge; die Näherung der Giessknorpel kommt dadurch zu Stande, dass die Gelenkflächen derselben eine Strecke weit auf den Ringknorpelflächen in der Richtung der Längsachse verschoben werden; die Verschiebung ist nicht ein Rollen, wie bei den Oberschenkelcondylen, sondern ein einfaches Schleifen, welchem durch Anspannung der Kapselmembran eine bestimmte Gränze gesetzt wird. Nach Harless beträgt die Grösse der Verschiebung 3 Millimeter. Es ist eine doppelte Art der Bewegung möglich; jenachdem die Athmungsritze die in *II* oder die in *III* dargestellte Form erhalten soll, werden entweder die ganzen Innenflächen, oder nur die hinteren Endpunkte derselben einander genähert. Nach Harless soll letzteres durch die *musculi arytaenoidei* allein, ersteres durch eine combinirte Action derselben und der *cricoarytaenoidei laterales* zu Stande gebracht werden. Von den beschriebenen Formen der Stimmritze sind es nur zwei, bei denen tönende Vibrationen der Stimmbänder möglich sind, und zwar die unter *II* und *IV* abge-

bildeten. Die Beobachtung lehrt, dass die eigentliche Stimmritze beim Tonangeben ausnahmslos zum schmalen Spalt verengt sein muss, dass in der Regel auch die sogenannte Athmungsritze spaltförmig ist, jedoch bei gewissen Windstärken auch eine grössere Weite verträgt, ohne die Tonbildung zu stören.

Da keine der erörterten Bewegungen der Giesskannenknorpel genau in der Ebene, in welcher die Stimmbänder liegen, vor sich geht, verändern diese Bewegungen mehr weniger auch die Neigung der Stimmbandebene gegen das Windrohr. Besonders ist dies der Fall bei der Drehung der Giesskannen um die Längsachse des Gelenkes, durch welche der Vocalfortsatz beträchtlich nach oben und beziehentlich nach unten geführt wird. Inwieweit die Veränderung dieser Neigung von Einfluss auf die Tonbildung ist, haben wir hier nicht zu erörtern. Harless hat viel Mühe auf die Bestimmung der Neigung bei verschiedenen Individuen und bei verschiedenen Stellungen der Kehlkopfknorpel verwendet, vielleicht verschwendet; es stellt sich heraus, dass schon bei verschiedenen Individuen sehr beträchtliche Differenzen gefunden werden, und zwar im Allgemeinen bei Männern die Stimmbandebene mehr als bei Frauen gegen den Horizont geneigt ist. Endlich ist noch zu erwähnen, dass mit den Bewegungen der Giesskannenknorpel nothwendig auch Form- und Weiteveränderungen der Morgagni'schen Ventrikel verbunden sind, die wir indessen ebensowenig als die Veränderungen der Länge und Spannung der oberen Stimmbänder näher zu erörtern brauchen, da ihre Bedeutung für die Stimmbildung so gut wie gänzlich unbekannt ist.

So viel von den Bewegungen der einzelnen Glieder des Stimmkastens gegeneinander; wir haben noch kurz der Bewegungen des ganzen Kehlkopfes zu gedenken, obwohl auch diesen höchst wahrscheinlich nicht diejenige Wichtigkeit für die Stimmbildung, welche man ihnen früher beigelegt hat, zukommt. Thatsache ist, dass der Kehlkopf, wenn wir während des Singens die Tonhöhe allmälig steigern, in die Höhe gehoben wird, wenn wir dagegen allmälig zu tieferen Tönen herabgehen, ebenfalls heruntersteigt. Man kann sich von diesem Heben und Sinken jeden Augenblick am Lebenden durch Gesicht und Gefühl überzeugen. Der Mechanismus dieser Bewegungen ist äusserst einfach. Gehoben wird der Kehlkopf entweder nur gegen das fixirte Zungenbein durch die *musculi hyothyreoidei*, oder mittelbar mit dem Zungenbein gegen den Unterkiefer durch die Hebemuskeln des ersteren, insbesondere die Digastrici. Herabgezogen wird er durch die Sternothyreoidei, vielleicht auch mittelbar durch die Herabzieher des Zungenbeines, die Sterno- und Omohyoidei. Die Wirkung der Heber des Kehlkopfes kann unterstützt und vergrössert werden durch Hebung und Rückwärtsbeugung des ganzen Kopfes, die der Senker durch Herabdrücken des Kopfes nach vorn, Manöver, die man bei Natursängern beim Erzwingen hoher und tiefer Töne häufig beobachten kann. Um die Beziehungen dieser Bewegungen des ganzen Kehlkopfes zur Tonbildung beurtheilen zu können, ist es von Wichtigkeit zu untersuchen, wie weit mit der Hebung des Kehlkopfes eine Verlängerung und Ausdehnung der als Windrohr die-

nenden Luftröhre, und umgekehrt mit der Senkung eine Verkürzung und Erschlaffung derselben verbunden ist. Beiden Veränderungen, sowohl der Länge als der Spannung, hat man grosse Bedeutung zugeschrieben, wahrscheinlich nur der letzteren mit Recht. Es genügt hier, anzugeben, dass der unterste Punkt der Luftröhre so weit fixirt ist, dass mit der Hebung des Kehlkopfes wirklich eine nicht unbeträchtliche Verlängerung und Dehnung der Trachea verbunden ist. Die Behauptung von Liscovius, dass der Kehlkopf nicht durch die oben genannten Muskeln in die Höhe und herabgezogen, sondern durch die Hebung und Senkung des Zwerchfells auf- und abgeschoben werde, ist jedenfalls nicht auf die Stellungsveränderungen des Kehlkopfes beim Singen von Tönen verschiedener Höhe anwendbar, da mit derselben Hebung des Zwerchfelles bei Vertiefung der Töne ein Sinken, bei Erhöhung derselben ein Steigen des Kehlkopfes verbunden ist.

Die Bewegungen der Epiglottis werden theils mittelbar durch die Bewegungen der Zungenwurzel in Verbindung mit Lageveränderungen des ganzen Kehlkopfes, wie das Herabdrücken beim Schlucken zu Stande gebracht, theils kann dieselbe durch eigene schwache Muskelbündel, die Aryepiglottici, gegen die Stimmritze herabgezogen werden. Inwiefern diese Bewegungen auf die musikalischen Leistungen des Stimmorganes von Einfluss sind, ist sehr zweifelhaft.

§. 273.

Akustik der Zungenwerke.[1] Der Kehlkopf gehört zu den sogenannten Zungenwerken, einer Klasse von musikalischen Instrumenten, welche im Allgemeinen dadurch charakterisirt wird, dass eine durch Cohärenz oder Spannung elastische Zunge durch einen Luftstrom in Schwingungen versetzt, einen Ton erzeugt. Wir müssen zwar die genauesten physikalischen Vorkenntnisse über die verschiedenen Arten der Tonerzeugung, Verhältnisse der Schallleitung und Resonanz u. s. w. voraussetzen, können aber, um in das Verständniss des menschlichen Instrumentes einzuführen, eine kurze Darstellung der wichtigsten physikalischen Lehren über die Zungenwerke nicht umgehen. Das einfachste Zungenwerk ist die Mundharmonika, bei welcher ein Metallblättchen mit einem Ende über einen Rahmen befestigt ist, in dessen Oeffnung dasselbe mit seinem freien Ende, durch einen dagegen geblasenen Luftstrom in Bewegung versetzt, hin- und herschwingt. Die Entstehung der Schwingungen ist hierbei nach J. Mueller folgende. Der gegen seine Fläche drückende Luftstrom beugt das Blättchen um sein befestigtes Ende, bis die mit der Beugung wachsende Elasticität seiner durch den Stoss erlangten Geschwindigkeit das Gleichgewicht hält. Bliebe die Kraft des Stosses fortdauernd dieselbe, so würde die Zunge in dem extremen Ablenkungsgrad, in welchem ihre Elasticität eben dem Stosse das Gleichgewicht hält, verharren; da aber der Luftdruck in dem Maasse abnimmt, als die Zunge durch ihre Entfernung aus dem Rahmen den

Ausweg für den Luftstrom vergrössert, so kommt die erweckte elastische Kraft zur Geltung und treibt die Zunge zurück, bis der mit dem Rückgang wieder wachsende Luftdruck sie auf's Neue vorwärts treibt. Es gelingt auch zuweilen eine solche Zunge zu tönenden Schwingungen zu bringen, wenn man die freie, nicht in einem Rahmen befestigte Zunge mit einem Röhrchen senkrecht gegen ihren Rand anbläst. Der Ton ist in beiden Fällen derselbe, wie derjenige, welchen man durch Anstossen der Zunge erhält, nur dass letzterer verhältnissmässig schwach und von anderem Klang, als der durch Anblasen erzeugte ist, ein Umstand, auf welchen bei der Theorie der Zungentöne viel Werth gelegt worden ist. Die Höhe des durch Anblasen einer solchen Zunge erzeugten Tones hängt von denselben bekannten Gesetzen ab, wie die eines durch Anstoss erzeugten Tones; die Schwingungszahlen zweier Zungen verhalten sich umgedreht wie die Quadrate ihrer Längen. Die Höhe des Tones einer solchen Zunge ändert sich nicht (oder wenig) mit der Stärke des Luftstromes, wohl aber nach bestimmten Gesetzen in ziemlich weitem Umfang, wenn vor der schwingenden Zunge eine Ansatzröhre von verschiedener Länge angebracht wird. Die unter den Namen Hoboe, Clarinette, Fagott bekannten Blasinstrumente bestehen aus einem Mundstück mit einer festen Zunge und einer Ansatzröhre, deren Luftsäule durch Eröffnung von Löchern, die sich in verschiedener Entfernung vom Mundstück befinden, verlängert und verkürzt werden kann. Ein solches Instrument, eine Zungenpfeife, besteht gewissermaassen aus zweien, dem Mundstück, welches einen von der Länge der Zunge abhängigen Ton erzeugt, und der eine Pfeife darstellenden Ansatzröhre, deren Luftsäule, wenn sie durch Anblasen in stehende Schwingungen versetzt ist, einen von ihrer Länge abhängigen Ton hervorbringt. Sind beide Instrumente verbunden, so dass der Luftstrom, wenn er die Zunge in Schwingungen versetzt hat, die Luftsäule der Ansatzröhre trifft, und sind die Töne, die beide für sich geben, verschieden von einander, so tritt das ein, was man als Accommodation bezeichnet. Die Schwingungen der Zunge und der Luftsäule wirken in der Weise auf einander ein, dass statt zweier Töne immer nur ein einfacher, welcher aber weder constant der Eigenton der Zunge, noch constant der Eigenton der Luftsäule ist, gehört wird. Die Gesetze, nach welchen eine Ansatzröhre den Ton einer festen Zunge verändert, sind durch die classischen Untersuchungen von W. Weber eruirt worden. Die wichtigsten, bei einer Vergleichung der Zungenwerke mit durch Spannung elastischen Zungen, zu denen der Kehlkopf gehört, in Betracht kommenden Weber'schen Gesetze sind nach der von J. Mueller gegebenen Zusammenstellung folgende. 1) die Verbindung einer Röhre mit einem Mundstück kann den Ton des Mundstücks vertiefen, nicht erhöhen. 2) Diese durch Verlängerung der Röhre erzeugte Vertiefung beträgt im Maximum nur eine Octave. 3) Bei weiterer Verlängerung springt der Ton wieder auf den ursprünglichen Grundton des Mundstücks zurück, und dieser lässt sich durch fortgesetzte Verlängerung wieder um ein Gewisses vertiefen. 4) Die Länge der Ansatzröhre, welche nöthig ist, um eine gewisse Vertiefung zu erhalten, hängt jedesmal von

dem Verhältniss der Schwingungszahlen der Zunge für sich und der Luftsäule für sich ab. 5) Es vertieft sich der Ton der Zungenpfeife mit der Verlängerung der Ansatzröhre, bis deren Luftsäule so lang geworden ist, dass sie für sich allein denselben Ton geben würde, als das Mundstück allein. Bei weiterer Verlängerung springt der Ton auf den Grundton des Mundstückes zurück; von da an kann er wieder durch Verlängerung der Röhre um eine Quarte vertieft werden, bis die Röhre doppelt so lang als eine Luftsäule ist, die den gleichen Ton, wie das Mundstück geben würde. Es springt der Ton abermals zum Grundton zurück, um mit weiterer Verlängerung um eine kleine Terz vertieft zu werden, wo er wieder zum Grundton zurückspringt. 6) Liegt der Ton des für sich tönenden Mundstücks in der Reihe der harmonischen Töne der für sich tönenden offenen Röhre, so ändert sich der Ton des Mundstücks nicht nothwendig durch Verbindung mit der Röhre bei schwachem Blasen. Durch starkes Blasen kann aber dann der Ton entweder um eine Octave, oder Quarte, oder kleine Terz, oder um andere Intervalle, welche den Zahlen $^2/_8$ $^9/_{10}$ $^{11}/_{12}$ entsprechen, unter den Ton des Mundstücks vertieft werden.

Eine zweite Klasse von Zungenwerken sind solche mit einer membranösen, durch Spannung elastischen Zunge, deren genaue Betrachtung hier von grösster Wichtigkeit ist, weil zu ihnen der Kehlkopf gehört. Die erste gründliche Untersuchung derselben verdanken wir J. Mueller, einige wichtige Beiträge zu den von Mueller eruirten Thatsachen und Gesetzen Rinne. Der Unterschied dieser Art von Zungenwerken gegen die vorher besprochenen ist schon in der Bezeichnung ausgedrückt. Während Metall- oder Holzblättchen, an einem Ende befestigt, vermöge der ihnen inwohnenden Elasticität wie elastische Stäbe schwingen, sobald sie angestossen oder angeblasen werden, bedarf es bei einer membranösen Zunge, um sie in tönende Schwingungen zu versetzen, der Befestigung an beiden Enden und eines gewissen Grades von Spannung. Wir können ein der Mundharmonika ganz analoges einfachstes Instrument mit membranöser Zunge herstellen, wenn wir einen Kautschuckstreifen, oder einen Streifen aus Arterienhaut, so über die gegenüberliegenden Seiten eines Rahmens spannen, dass zu beiden Seiten des Streifens zwischen ihm und dem Rand des Rahmens ein schmaler Spalt bleibt. Blasen wir den so befestigten Streifen von einer Seite an, so giebt er einen klangreichen Ton, während er beim Anstossen oder Zerren nur einen kurzen, schwachen, klanglosen Ton giebt. Die Entstehung regelmässiger Schwingungen ist der bei metallnen Zungen erörterten ganz analog. Der Luftstrom treibt den Streifen vor sich her, indem er ihn zwischen seinen beiden Befestigungspunkten nach aussen beugt, bis die elastischen Kräfte seiner Geschwindigkeit das Gleichgewicht halten, und ihn, da unterdessen die Druckkraft der Luft durch Vergrösserung des Ausweges verringert wurde, zurücktreiben, bis ihn der wieder wachsende Luftdruck auf's Neue vortreibt. Wie die metallnen Zungen und zwar noch leichter, kann man auch die membranösen, ohne dass sie von einem Rahmen begränzt sind, durch directes Anblasen mit einem

Röhrchen zum klangreichen Tönen bringen, wenn man den Luftstrom entweder senkrecht gegen ihre Fläche auf einen Rand oder von der Seite her quer über die Fläche bläst. J. Mueller hat den wichtigen Nachweis geliefert, dass die membranösen Zungen den Schwingungsgesetzen gespannter Saiten folgen. Legt man ein Stäbchen quer über die Mitte der Zunge, und bläst die eine Hälfte an, so ertönt die Octave des von der ganzen Zunge erzeugten Tones. Die Höhe des Tones wächst, wie bei den Saiten, mit dem Grade der Spannung, und zwar nehmen die Schwingungsmengen im umgekehrten Verhältniss der Länge, also wahrscheinlich auch im geraden Verhältniss mit den Quadratwurzeln der spannenden Kräfte zu. Die Höhe des Tones hängt aber bei den membranösen Zungen noch von einem zweiten Moment, von der Stärke des Blasens ab, Vermehrung derselben treibt den Ton beträchtlich in die Höhe.

Die folgenden Modificationen eines solchen Zungenwerkes mit membranösen Zungen führen uns dem menschlichen Kehlkopf näher. Ueber das offene Ende einer kurzen cylindrischen Röhre spannt man eine Kautschuckplatte *a* so hinweg, dass ihr freier gerader Rand die Röhrenmündung in der Mitte schneidet, während die andere Hälfte der Mündung durch einen Pappendeckel *b* so bedeckt wird, dass zwischen den Rändern der festen und der membranösen Platte ein schmaler Spalt *c d* frei bleibt. Oder man überspannt auch die zweite Hälfte der Röhrenmündung mit einer Kautschuckplatte, so dass ebenfalls zwischen den Rändern beider Membranen eine enge Spalte frei bleibt. In ersterem Falle verhält sich die Membran ganz wie eine nach beiden Seiten von Spalten begränzte Zunge; bläst man durch die kurze Röhre gegen dieselbe, so entsteht ein klangreicher Ton, der etwas höher als der beim freien Anblasen durch ein Röhrchen erzeugte ist, welcher sich durch Verstärkung des Blasens um zwei halbe Töne (bei Arterienmembranen um eine Quinte) in die Höhe treiben lässt, und um so leichter anspricht, je enger die Spalte zwischen Membran und Pappdeckel ist. Es entsteht auch ein Ton beim Einziehen der Luft, derselbe ist aber etwas höher, als der beim Blasen erzeugte, und wird nur dann tiefer, wenn die feste Platte nach einwärts gedrückt und ihr Rand hinter den der Membran geschoben wird. Beim Blasen lässt sich der Ton umgekehrt vertiefen, wenn der Rand der festen Platte etwas vor den der Membran gerückt wird.





Bei der zweiten Modification des Mundstückes, bei welcher die Spalte durch zwei elastische Membranen begränzt wird, demnach die Verhältnisse denen des Kehlkopfs am ähnlichsten gemacht sind, hängt der Erfolg des Blasens davon ab, ob beide Membranen gleich oder ungleich gespannt sind. In beiden Fällen hört man zwar in der Regel nur einen Ton, aber von verschiedener Höhe. Hat man beide Membranen so gespannt, dass jede, für sich durch ein Röhrchen angeblasen, den-

selben Grundton angiebt, so ist der von beiden gemeinschaftlich gegebene Ton in der Regel etwas tiefer (um einen halben Ton) als der von jeder einzelnen Lamelle für sich angegebene. Hat man beide Membranen ungleich gespannt, so dass sie, für sich angesprochen, verschiedene Grundtöne geben, so tritt beim Anblasen durch das Anspruchsrohr ein verschiedener Erfolg ein. Entweder ist der Ton derselbe, wie der, welchen man beim Bedecken der einen Membran mit einer festen Platte erhält, und welcher in der Mitte zwischen den beiden Grundtönen der Platte zu liegen pflegt, oder es tönt nur eine der beiden Platten, und zwar diejenige, welche bei dem jedesmaligen Anspruch am leichtesten in Schwingungen versetzt werden kann. In ersterem Falle scheint eine Accommodation der an sich verschiedenen Schwingungen beider Platten stattzufinden. Durch Verstärkung des Blasens kann auch der von zwei Platten gemeinschaftlich erzeugte Ton erhöht werden. Eine Erhöhung tritt aber ferner nach Mueller's Versuchen auch dann ein, wenn man die schwingenden Platten durch Auflegung des Fingers dämpft; die Erhöhung fällt um so beträchtlicher aus, je näher dem freien Rande der Fingerdruck applicirt wird.

J. Mueller hat durch eine Reihe trefflicher Versuche die Frage zu beantworten sich bemüht, wie die Töne membranöser Zungen durch Ansatzröhren von verschiedener Länge verändert werden. Die Resultate, zu denen er kam, sind kurz folgende.

Bei den ersten mit einer Clarinette angestellten Versuchen ergab sich nur ein geringer Einfluss des Ansatzrohres. Während bei dem gewöhnlichen Mundstück derselben mit fester elastischer Zunge der Ton successive um das Intervall eines halben Tones erhöht wird, wenn man die Luftsäule des Ansatzrohres dadurch verkürzt, dass man successive vom unteren Ende der Röhre her die mit Klappen bedeckten Löcher öffnet, konnte Mueller, wenn er statt des gewöhnlichen Mundstücks ein solches mit membranöser Zunge einsetzte, durch die allmälige Eröffnung sämmtlicher Löcher *in summa* doch nur eine Erhöhung um einen ganzen Ton hervorbringen. Der Ton, den das Mundstück für sich gab, wurde durch seine Verbindung mit dem ganz geschlossenen Clarinettenrohr vertieft. Eine zweite Versuchsreihe bestand darin, dass an ein Mundstück mit Kautschuckzunge Ansatzröhren von verschiedener Länge angesetzt wurden; diese Röhren waren so mensurirt, dass die Längen ihrer Luftsäulen den Tönen $\overline{\overline{\overline{c}}}$, $\overline{\overline{c}}$, $\overline{\overline{g}}$, $\overline{c}$ und $\overline{e}$ entsprachen. Die Resultate fielen sehr ungleich aus, so dass eine feste Regel aus denselben nicht abzuleiten war. Im Allgemeinen wurde der Ton, den das Mundstück allein gab, durch Ansatz der ersten Röhre ($\overline{\overline{\overline{c}}}$) etwas vertieft, jedoch nicht über einen ganzen Ton; wurden zu der ersten Röhre neue Ansatzstücke hinzugefügt, so dass dieselbe zu den durch die entsprechenden Töne bezeichneten Längen wuchs, so zeigte sich bald keine zunehmende Vertiefung, bald eine geringe Vertiefung, bald ein Zurückspringen des Tones. Mueller stellte daher eine dritte Versuchsreihe so an, dass an das Mundstück ein Ansatzrohr angebracht wurde, welches ausgezogen und dadurch ganz

successive zu allen beliebigen Dimensionen bis zu 4 Fuss verlängert werden konnte. Dasselbe wurde während der Ansprache des Mundstücks ausgezogen und jedesmal beim Eintritt einer Veränderung der Tonhöhe um ein bestimmtes Intervall die zugehörige Länge notirt. Die Data eines solchen Versuchs sind folgende. Ein Mundstück, welches für sich angesprochen, den Ton $\overline{\overline{e}}$ gab, veränderte denselben bei den in der ersten Columne angegebenen Längen des Ansatzrohres um die in der zweiten Columne aufgeführten Intervalle:

3″	$\overline{\overline{dis}}$	der Ton fällt
3″ 9‴	$\overline{\overline{d}}$	„ „ „
4″ 9‴	$\overline{\overline{cis}}$	„ „ „
5″ 6‴	$\overline{\overline{c}}$	„ „ „
6″ 2‴	$\overline{h}$	„ „ „
7″ 4‴	$\overline{ais}$	„ „ „
10″	$\overline{a}$	„ „ „
13″ 6‴	$\overline{\overline{e}}$	der Ton springt
15″	$\overline{\overline{d}}$	„ „ fällt
15″ 8‴	$\overline{\overline{cis}}$	„ „ „
17″ 6‴	$\overline{\overline{c}}$	„ „ „
20″	$\overline{h}$	„ „ „
24″	$\overline{a}$	„ „ „
28″	$\overline{\overline{dis}}$	„ „ springt
29″ 6‴	$\overline{\overline{d}}$	„ „ fällt
30″	$\overline{\overline{c}}$	„ „ „
30″ 6‴	$\overline{h}$	„ „ „
34″	$\overline{ais}$	„ „ „
35″	$\overline{a}$	„ „ „
41″ 6‴	$\overline{\overline{dis}}$ — $\overline{\overline{e}}$	„ „ springt
42″	$\overline{\overline{c}}$	„ „ fällt
43″	$\overline{h}$	„ „ „

Aus diesen häufig mit gleichem Erfolg wiederholten Versuchen erschliesst Mueller einen analogen Einfluss des Ansatzrohres auf die Töne membranöser Zungen, als er von Weber für die Töne der metallischen Zungen erwiesen worden ist. Es ist die Veränderung des Tones, welche das Ansatzrohr hervorbringt, von dem Verhältniss des Grundtones der Zunge zum Grundton des Ansatzrohres abhängig. In der Regel fällt der Ton mit der Verlängerung der Ansatzröhre so lange, bis der Grundton der Röhre dem der Zunge sich nähert; die Vertiefung des Tones erreicht jedoch die Octave nicht, sondern schon vorher springt der Ton auf den Grundton der Zunge oder in dessen Nähe zurück, sinkt durch weitere

Verlängerung der Ansatzröhre auf's Neue, um, wenn diese etwa die doppelte Länge erreicht hat, wieder zurückzuspringen u. s. f. In einigen Fällen sank der Ton bis zu einer Octave und darüber (von $\overline{\overline{f}}$ auf $\overline{dis}$) herab; in diesem Falle trat der Sprung nicht bei der Länge der Ansatzröhre, welche dem Zungengrundton entsprach, sondern erst bei der doppelten Länge ein, ohne dass Mueller die Ursache dieser merkwürdigen Abweichung eruiren konnte. In einigen wenigen Fällen trat gar keine beträchtliche Tonveränderung mit der Verlängerung des Ansatzrohres ein, und gerade diese Fälle erhalten eine hohe Bedeutung, da sie, wie wir sehen werden, dem Verhalten des Kehlkopfs selbst am nächsten stehen; sie sind indessen von Mueller selbst nicht weiter verfolgt worden. Bevor wir näher auf ihre Erklärung eingehen, wollen wir die übrigen von Mueller ermittelten Thatsachen wiedergeben. Er fand, dass mit Ansätzen versehene membranöse Zungenwerke ihren Ton durch Verstärkung des Blasens weit beträchtlicher als einfache Mundstücke, fast bis zur Octave in die Höhe treiben lassen. Er beobachtete ferner einen auffallenden Einfluss der Grösse der Endöffnung des Ansatzrohres auf die Tonhöhe. Durch zunehmende Bedeckung derselben wurde der Ton herabgedrückt, in verschiedenem Grade bei verschiedener Länge des Ansatzrohres, im Maximum um eine Quinte. Nur in einzelnen Fällen bewirkte die Verengerung der Endöffnung eine Tonerhöhung, und zwar, wie sich herausstellte, bei denjenigen Längen der Ansatzröhre, bei welchen der Ton nahe am Sprung zum Grundton ist; die Bedeckung der Oeffnung kann dann zuweilen den Sprung selbst herbeiführen. Eine Verengerung des Ansatzrohres dicht über den Zungen (Stopfen) bewirkt meist eine Erhöhung des Tones. Endlich untersuchte Mueller den Einfluss des Windrohres auf den Ton membranöser Zungen, und fand, dass Veränderung der Länge desselben in gleicher Weise und ohngefähr gleichem Grade Veränderung des Zungentones herbeiführt, wie die Veränderung der Länge eines Ansatzrohres. So vertiefte sich in einem Falle der Ton von $\overline{ais}$ auf $\overline{f}$ bei einer Verlängerung des Windrohres von 4″ 6‴ auf 20″, sprang auf $\overline{ais}$ zurück, fiel abermals bei weiterer Verlängerung bis zu 35″ auf $\overline{f}$ und sprang wieder auf $\overline{ais}$ zurück. Verengerung des Windrohres dicht unter der Zunge bewirkte Tonerhöhung, Verengerung am äusseren (Anspruchs-)Ende vertiefte den Ton, wenn er nicht durch die Länge des Windrohres vertieft war; hatte das Windrohr den Ton sehr vertieft, so änderte die Verengerung den Ton entweder nicht, oder hob ihn sogar. Brachte Mueller an einem Mundstück mit membranöser Zunge zugleich Wind- und Ansatzrohr an, so ergab sich Folgendes. Es fand zwischen beiden Röhren keine Compensation in der Art statt, dass eine gewisse Länge ohne Veränderung des Tones beliebig auf Wind- und Ansatzrohr hätte vertheilt werden können. Gab eine Zunge mit einem Ansatzrohr von $12^1/_2$″ $\overline{fis}$, so gab sie mit einem Ansatz von $6^1/_4$ und einem Windrohr von $6^1/_4$″ $\overline{gis}$; gab eine Zunge mit einem Ansatz von $7^1/_2$″ $\overline{ais}$, so gab sie bei Vertheilung

dieser Länge auf beide Röhren $\overline{\overline{d}}$. Wurde dagegen Ansatz- und Windrohr jedes so lang gemacht, dass jedes für sich mit dem Mundstück einen und denselben Ton gab, so blieb der Ton auch derselbe, wenn Ansatz- und Windrohr gleichzeitig an dem Mundstück angebracht wurden. Hieraus folgert MUELLER, dass die Luftsäule des Wind- und Ansatzrohres jede für sich bestimmend auf den Ton der Zunge einwirken.

Von diesen Ergebnissen der MUELLER'schen Versuche über den Einfluss verschieden langer Ansatz- und Windröhren auf den Ton membranöser Zungen weichen diejenigen, welche RINNE bei einer Wiederholung der Versuche erhielt, in mehreren wesentlichen Punkten beträchtlich ab. RINNE hat sich bemüht, den Grund dieser Differenz theoretisch und praktisch zu eruiren. Die merkwürdige Beobachtung MUELLER's, dass die Töne der unteren Stimmbänder des ausgeschnittenen Kehlkopfs weder durch Verlängerung des Windrohres noch des Ansatzrohres eine constante merkliche Veränderung, wie die Töne künstlicher Kautschuckzungen, erfahren, war es, welche RINNE auf ihre Ursachen zurückzuführen beabsichtigte, da keine irgend befriedigende Erklärung dieser Grundverschiedenheit des natürlichen und des künstlichen Zungenwerkes vorlag. Er experimentirte mit Kautschuckzungen, welche auf cylindrische Röhren von 1″ Durchmesser und Höhe gespannt wurden; in einer ersten Reihe von Versuchen blies er die Zungen mit einem Tubulus an, wobei der Luftdruck unterhalb und oberhalb der Zungen als gleich betrachtet werden konnte; in einer zweiten Reihe umfasste er das Mundstück mit den Lippen, wobei unterhalb der Zungen sich eine mehr comprimirte Luftsäule als oberhalb bilden musste. Bei der ersten Reihe erhielt er folgende Resultate. Spannte er eine Kautschuckzunge so über die Röhre, dass sie gerade die Hälfte der Mündung deckte, während die andere Hälfte offen blieb, so blieb die Tonhöhe bei allen Längen der Ansatzröhre unverändert, bei einigen Versuchen sprach der Ton bei den Längen, welche nach MUELLER's Versuchen die stärkste Vertiefung erwarten liessen, nur weniger gut an.[1] Bedeckte RINNE die offene Hälfte der Röhrenmündung mit einem zweiten beliebig gespannten Kautschuckblättchen zur Hälfte, so zeigte sich in einem Versuche ebenfalls keine Veränderung der Tonhöhe durch alle beliebigen Verlängerungen des Ansatzrohres, in einem anderen Versuche nur geringe Schwankungen. Wurde die ganze zweite Hälfte der Mündung mit einem Kautschuckblättchen überspannt, so dass zwischen ihm und dem als Zunge benutzten nur ein schmaler Spalt blieb, so veränderte sich der durch Anblasen des letzteren erhaltene Ton schon beträchtlicher mit der Verlängerung der Ansätze. In einem Falle sank der Ton von — *cis* auf + *ais*, während der Verlängerung des Rohres von 1″ auf 24″, sprang bei 26″ Länge nicht wieder auf $\overline{cis}$, sondern auf $\overline{c}$, sank während der Verlängerung auf 34″ auf — *h* und sprang dann nur auf + *h* bei 36″ Länge zurück. Der Grad der erreichbaren Vertiefung verringerte sich beträchtlich mit der Verbreiterung der Spalte zwischen der Zunge und dem Deckblättchen. Bei der zweiten Reihe von Versuchen war, wie erwähnt, der Luftdruck

unterhalb der Zungen stärker, als oberhalb. Wurde die Oeffnung der Röhre mit zwei gleichgespannten Zungen bis auf einen schmalen mittleren Spalt geschlossen, so konnte RINNE in keinem einzigen Versuche durch Ansetzen von Wind- oder Ansatzröhren eine Veränderung der Tonhöhe erzielen, während nach MUELLER unter diesen Verhältnissen beträchtliche Veränderungen in der beschriebenen Art zu erwarten standen. Ferner fand RINNE im Widerspruch mit MUELLER, dass er in dem Windrohr einen Stopfen mit centraler enger Oeffnung den Zungen beliebig nähern konnte, ohne die Tonhöhe zu verändern, so lange die Zungen nicht bei ihren Excursionen den Stopfen berührten. Ebenso war ein Stopfen in der Endöffnung des Ansatzrohres ohne Einfluss auf die Tonhöhe, wurde derselbe aber den Zungen ziemlich nahe gebracht, so sprach, ohne dass sie ihn berührten, ein viel höherer Flageoletton an. Eine beträchtliche Veränderung der Tonhöhe durch Wind- und Ansatzrohr stellte sich dagegen heraus, wenn die beiden Zungen in ungleichem Grade gespannt waren. War die Differenz der Spannung gering, so dass die Grundtöne beider Zungen nur um einen halben oder ganzen Ton auseinanderlagen, so war auch hier jener Einfluss noch unmerklich, der Ton blieb bei allen Längen beider Röhren constant der der schwächer gespannten Zunge; deutlich stellte sich der Einfluss aber heraus, wenn das Intervall vergrössert wurde. Nur ein Beispiel: Die Grundtöne der für sich angesprochenen Zungen waren $-\overline{fis}$ und $-\overline{g}$.

Länge des Windrohrs	Tonhöhe	Bemerkungen	Länge des Ansatzrohrs	Tonhöhe	Bemerkungen
1″	$+\overline{ais}$	der Ton fällt. (1″–13″)	0″	$\overline{a}$	der Ton fällt. (0″–7½″)
4½″	$\overline{a}$		7½″	$\overline{gis}$	
11″	$\overline{ges}$		9″	$+\overline{a}$	Sprung.
13″	$-\overline{gis}$		11″	$\overline{a}$	der Ton fällt. (11″–37″)
15″	$\overline{\overline{cis}}$	Sprung.	37″	$\overline{gis}$	
19″	$\overline{\overline{c}}$	der Ton fällt. (19″–36″)	39″	$+\overline{a}$	Sprung.
24″	$\overline{h}$				
29″	$\overline{ais}$				
36″	$\overline{a}$				
41″	$-\overline{a}\ \overline{\overline{c}}$	bei starkem Blasen $\overline{\overline{c}}$.			

RINNE schliesst aus seinen Versuchen: 1) Die durch angränzende Luftsäulen bewirkten Abänderungen in der Tonhöhe werden um so grösser, je verschiedener die Spannung der beiden Zungen. 2) Der Sprung tritt durch starkes Blasen, nicht durch schwaches, wie bei den stabförmigen Zungen (WEBER) ein. 3) Die dichtere Luftsäule des Windrohrs hat einen stärkeren Einfluss auf die Tonhöhe, als die dünnere des

Ansatzrohres. 4) Selbst bei beträchtlicher Differenz der Spannungsgrade beider Zungen bleibt die stärker gespannte nicht ganz unbeweglich, da der beim Sprung auftretende Ton zu hoch liegt, um durch die schwächer gespannte selbst beim stärksten Blasen erzeugt werden zu können.

Ein weiteres ausserordentlich interessantes, für die Theorie besonders wichtiges Ergebniss, zu welchem Rinne gelangte, ist folgendes. Nimmt man ein Mundstück mit zwei gleich gespannten Zungen, oder eines nur mit einer Zunge und bedeckt die Aussenränder der beiden oder der einen Zunge bis zu verschiedener Nähe an den Spalt, so dass nur ein breiterer oder schmälerer dem Spalt anliegender Theil der Zungen frei schwingen kann, so wächst die Grösse des Einflusses verschieden langer Ansatz- und Windröhren auf die Tonhöhe in demselben Maasse, als die Breite der nicht gedeckten, schwingungsfähigen Innenränder der Zungen abnimmt. Folgendes Beispiel erläutert dieses Verhältniss.

Breite des freien Zungenrandes	Bei verschiedener Länge des Ansatzrohres erreichbarer höchster Ton	Bei verschiedener Länge des Ansatzrohres erreichbarer niedrigster Ton	Tonumfang
2‴	$\overline{\overline{gis}}$	$\overline{d}$	7*
3‴	$\overline{gis}$	$\overline{cis}$	8
3½‴	$+\overline{fis}$	$-\overline{cis}$	+6
4‴	$\overline{c}$	$-\overline{cis}$	+4
6½‴	$\overline{d}$	$+\overline{c}$	−3

* Der dem Gesetz widersprechende geringe Tonumfang bei der geringsten Breite der Zungenränder erklärt sich nach Rinne dadurch, dass diese Breite nicht genügenden Spielraum für die Schwingungen der Zunge gestattete.

Diese Thatsachen führen uns auf die Theorie der in Rede stehenden Zungenwerke, die wir kurz erörtern müssen, bevor wir uns zu den am Kehlkopf selbst gemachten Erfahrungen und deren theoretischer Interpretation wenden können.

Fragen wir zunächst nach der Entstehungsweise eines Tones durch Zungen überhaupt, so haben wir zwischen zwei von W. Weber einerseits und J. Mueller andererseits vertretenen Alternativen zu entscheiden. Nach J. Mueller sind die tönenden Elemente eines Zungenwerkes die Zungen selbst, indem sie den Ton durch ihre Schwingungen, in welche sie der Luftstrom auf die oben erörterte Weise versetzt, wie eine schwingende Saite erzeugen. Weber dagegen betrachtet die Luft als tönenden Körper, und sucht die Entstehung der Zungentöne mit der Erzeugung von Tönen durch eine Sirene zu identificiren. Wie bei letzterer ein Ton dadurch hervorgebracht wird, dass ein Luftstrom eine Reihe schnell aufeinander folgender Unterbrechungen erfährt, und die Zahl dieser Unterbrechungen in gegebener Zeit die Höhe des Tones bestimmt, so soll nach Weber eine im Rahmen schwingende Zunge den

Luftstrom, der sie in Bewegung versetzt, bei jedem Durchgang durch den Rahmen unterbrechen, und auf diese Weise der Luft eine mit ihrer Schwingungszahl gleiche Anzahl von Stössen ertheilen, welche die Ursache des Tones werden. Welche Ansicht die richtigere, ist sehr schwer zu entscheiden, vor Allem darum, weil es an Hülfsmitteln fehlt zur isolirten Prüfung des Effectes der Zungenschwingungen für sich und der Luftstösse für sich. Der Hauptgrund, aus welchem Weber die Zungen als die primär tönenden Elemente des Zungenwerks in Abrede stellt, ist die Thatsache, dass eine Zunge, wenn sie auf andere Weise, als durch den Luftstrom, z. B. durch Anstossen oder Streichen mit dem Violinbogen in Schwingungen versetzt wird, durchaus nicht den starken klangvollen Ton, wie beim Anblasen, giebt. Mueller hält diesen Grund nicht für entscheidend, und deutet die Thatsache so, dass die primär von den Schwingungen der Zunge erzeugten Töne durch den Pulsus der Luft nur verstärkt werden, was besonders dann leicht erklärlich wird, wenn sich jenseits der Zungen eine begränzte Luftsäule als resonanzfähiger Körper befindet. Gegen die primäre Erzeugung der Töne durch die Luftstösse führt Mueller besonders folgende Einwände auf. Erstens genügt die Annahme, dass die Schwingungen der Zunge primär tönende sind, zur Erklärung aller Thatsachen: der schwache Ton beim Anstossen, dem starken Ton beim Anblasen gegenüber, erklärt sich aus dem Umstand, dass in ersterem Falle der einmalige Anstoss nicht zur Unterhaltung der Schwingungen ausreicht, eine Erklärung, die freilich auf die Töne, welche bei dem Streichen der Zunge mit einem Bogen entstehen und trotz der Unterhaltung der Schwingungen klanglos sind, nicht ausdehnbar ist. Zweitens hält Mueller der Weber'sche Theorie die Töne, welche durch Anblasen der freien Zunge mit einem Röhrchen entstehen, und den durch Anblasen des Mundstückes erzeugten ganz gleich sind, entgegen, da bei dieser Methode der Schwingungserregung eine Unterbrechung des Luftstromes nicht zu Stande komme, sondern höchstens eine periodische Ablenkung. Drittens sei eine periodische Unterbrechung des Luftstromes durch Schliessung des Rahmens überhaupt nicht zum Tönen erforderlich, da die membranösen Zungen selbst bei offenbleibenden Spalten von beträchtlicher Weite zum Tönen gebracht werden können. Viertens, und dies ist der gewichtigste Einwand, weist Mueller nach, dass die Tonhöhe nur durch die Zahl der Schwingungen, nicht durch die Zahl der Unterbrechungen des Luftstromes bestimmt werde. Man kann nämlich einer metallnen im Rahmen befestigten Zunge eine doppelte Stellung geben, einmal so, dass sie nur am Ende jeder Schwingung in den Rahmen einschlägt und diesen schliesst, zweitens aber so, dass sie durch den Rahmen durchschlägt, denselben also zweimal während jeder Schwingung, während des Hin- und während des Rückschwunges, schliesst. In letzterem Falle ist die Zahl der Unterbrechungen doppelt so gross, als in ersterem, und doch ist der Ton in beiden Fällen derselbe, nicht bei der doppelten Unterbrechungszahl die höhere Octave des bei der einfachen Unterbrechungszahl erzeugten, wie man nach Weber's Theorie erwarten sollte. Dass die Zunge, wenn sie

vor dem Rahmen schwingt, nicht etwa nur halbe, beim Durchschlagen durch den Rahmen dagegen ganze Schwingungsbogen mache, und dadurch die Zahl der Unterbrechungen in beiden Fällen gleich gemacht werde, weist MUELLER durch Versuche an membranösen Zungen nach.

Es hat demnach die MUELLER'sche Ansicht, dass die Zungen selbst durch ihre Eigenschwingungen primär und nicht secundär den Ton erzeugen, die meiste Wahrscheinlichkeit für sich; zwischen der Tonerzeugung durch metallische und durch membranöse Zungen ist nur der Unterschied, dass erstere nach Art der Stäbe, letztere nach Art der gespannten Saiten und Felle schwingen. Von den Saiten unterscheiden sich die membranösen Zungen nur dadurch, dass bei ersteren die Stärke des Anstosses die Höhe des Tones nicht verändert (ein sehr starker Anstoss den Ton höchstens etwas vertieft), bei letzteren dagegen die Verstärkung des Luftstromes eine beträchtliche Tonerhöhung bewirkt. Diese Erhöhung beruht nicht auf der Bildung von Schwingungsknoten, da sie nicht in den Intervallen der harmonischen Töne sprungweise erfolgt, sondern bei allmäliger Verstärkung des Blasens der Ton ganz successive durch alle halben Töne und alle Zwischenstufen heulend in die Höhe geht. MUELLER erklärt diese successive Erhöhung aus einer Modification der Schwingungen, welche die Intensität des Blasens auf folgende Weise herbeiführt. Ein stärkerer Luftstrom ertheilt der Zunge eine beschleunigtere Bewegung, hält sie aber bei dem Rückschwung früher auf und treibt sie früher auf's Neue vor, als ein schwacher Luftstrom, so dass dadurch die Schwingungsdauer etwas abgekürzt, mithin der von der Schwingungszahl abhängige Ton etwas erhöht wird.[5]

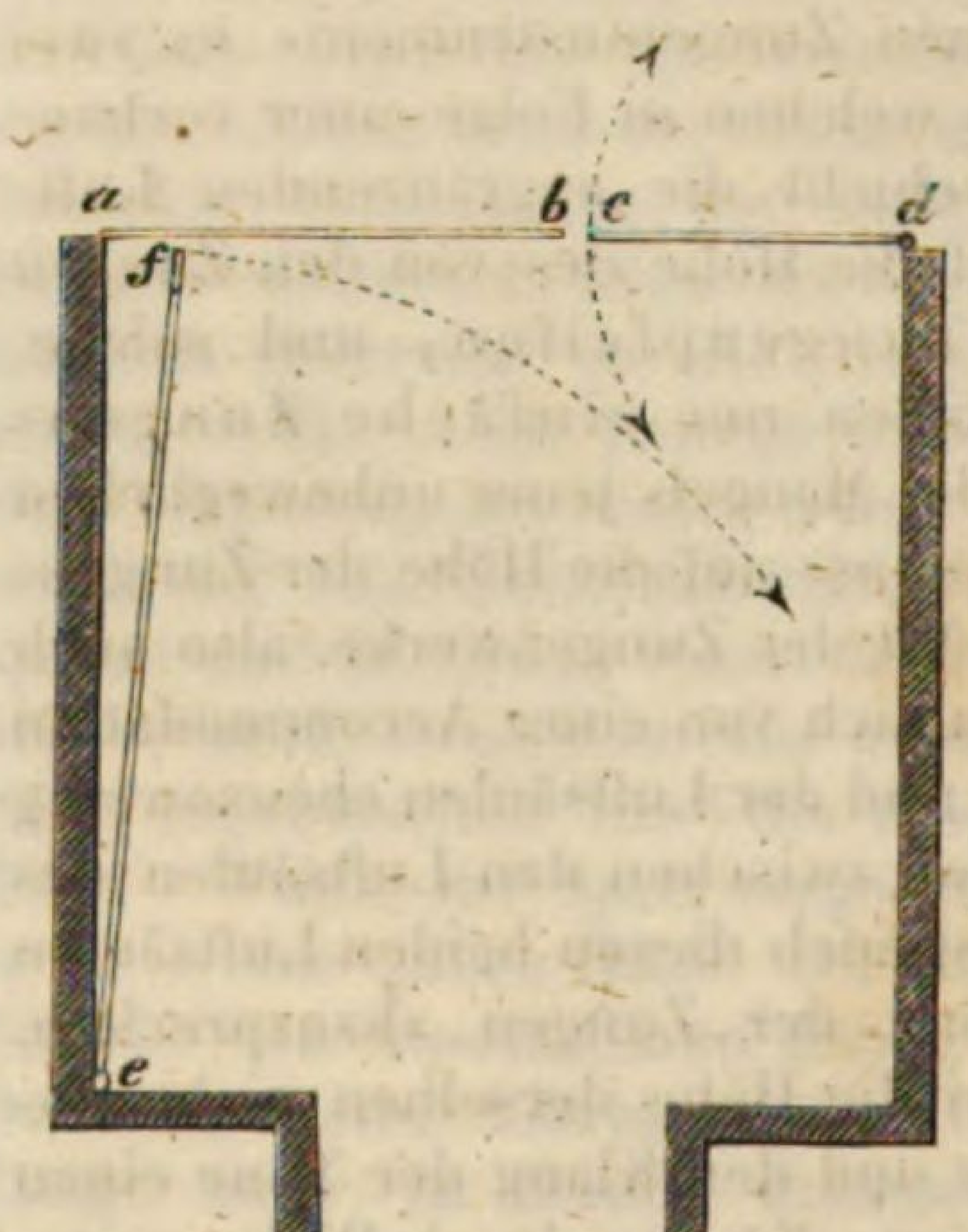
Eine zweite wichtige Frage zur Theorie der Zungentöne ist die: auf welche Weise entsteht die erörterte Modification der Zungentöne durch die angränzenden Luftsäulen eines Ansatz- oder Windrohres von verschiedener Länge, unter welchen Bedingungen kommt dieser Einfluss zu Stande, unter welchen Bedingungen dagegen sind diese Luftsäulen ohne allen Einfluss auf die Tonhöhe? Die auffallende Thatsache, dass unter gewissen Umständen die Ansatz- und Windröhren eine beträchtliche Tonvertiefung auch bei membranösen Zungen mit ihrer zunehmenden Länge hervorbringen, unter anderen dagegen der Grundton der Zungen bei allen Längen der Röhren unverändert derselbe bleibt, ist erst durch RINNE einer sorgfältigeren Erörterung unterworfen und auf folgende Weise erklärt worden. W. WEBER hat die mit Ansatzröhren versehenen Zungenmundstücke, die Zungenpfeifen, in Beziehung auf die Schwingungsverhältnisse der in der Pfeife eingeschlossenen Luftsäulen insofern in die Mitte zwischen die gedeckten und offenen Labialpfeifen gestellt, als den gedeckten Pfeifen (an dem gedeckten Ende) eine vollkommen unbewegliche Gränzschicht, den offenen Pfeifen eine vollkommen bewegliche Gränzschicht, den Zungenpfeifen aber eine zum Theil unbewegliche Gränzschicht zukommt. Bei den offenen Pfeifen befindet sich die Gränzschicht in gleicher Dichte mit einer im Dichtigkeitsminimum in der Mitte zwischen zwei Knotenflächen gelegenen Luftschicht, bei den gedeckten Pfeifen dagegen im Dichtigkeitsmaximum einer

in der Knotenfläche selbst gelegenen Luftschicht. Denken wir uns in dem Deckel der letzteren einen Spalt, so erleidet die in seiner Nähe befindliche Luftschicht allerdings eine Verdichtung, geräth aber nicht in das Dichtigkeitsmaximum, wie bei der ganz gedeckten Pfeife, sondern in einen Verdichtungsgrad, welcher, zwischen Maximum und Minimum, ersterem um so näher liegt, je schmaler der Spalt. Je grösser diese Verdichtung, desto tiefer wird der Ton der ganzen in Schwingungen versetzten Luftsäule werden müssen. Denken wir uns in diesen Spalt nun eine Zunge befestigt, so muss jene sie begränzende Luftschicht um so mehr auf die Schwingungen der Zunge retardirend einwirken, je grösser ihre Dichtigkeit; je enger der Spalt daher, desto beträchtlicher wird die Einwirkung der Luftsäule auf die Zungenschwingungen, desto beträchtlicher vertieft sie den Ton der Zungen. Auf diesen Vordersatz basirt nun Rinne eine Erklärung der verschiedenen Erfolge seiner Versuche über die Einwirkung angränzender Luftsäulen auf den Zungenton unter verschiedenen Verhältnissen. Der Hauptsatz, zu welchem er gelangt, ist der: eine Vertiefung des Tones durch eine an die Zungen gränzende Luftsäule kann nur da eintreten, wo die eben genannte Bedingung, die Herstellung einer theilweise unbeweglichen Gränzschicht und dadurch bewirkte Verdichtung der Luftsäule in der nächsten Umgebung der Zungen erfüllt ist; keine Einwirkung der Luftsäule auf den Zungenton kann da eintreten, wo die Gränzschicht, wie bei einer offenen Labialpfeife, vollkommen beweglich ist. Wir sahen oben, dass nach Rinne eine Vertiefung des Tones durch Ansatzröhren eintritt, wenn das Mundstück mit zwei Kautschuckblättern bis auf einen schmalen Spalt überspannt und der Rand eines der Blätter durch ein enges Röhrchen angeblasen wird; es ist hier eine unbewegliche Schicht hergestellt durch den nicht angeblasenen Theil des einen und das ganze andere nicht tönende Blatt. Wurde der Spalt vergrössert, oder das zweite Blatt ganz entfernt, so dass eine ganze Hälfte der Röhrenmündung frei war, so wurde der Einfluss von Ansatzröhren gering oder fiel ganz weg, weil bei so weiter Oeffnung keine hinreichende Verdichtung der Luft in der Nähe der Zunge mehr zu Stande kommen konnte. Ebenso erklären sich die Resultate der zweiten Rinne'schen Versuchsreihe, bei welcher der Luftdruck auf der einen Seite der Zungen stärker, als auf der anderen war. Ist die ganze Breite der Mundstücksöffnung durch zwei Zungen bedeckt, deren Ränder sich in der Ruhe berühren, so treibt die unterhalb der Zungen comprimirte Luft die Zungen in ihrer ganzen Breite vor, öffnet dadurch den Spalt, so dass ein Theil der Luft entweicht und der Rückgang der Zungen durch ihre Elasticität möglich wird. Da hierbei also die ganzen Zungen hin- und herschwingen, bilden sie eine frei bewegliche Gränzschicht, welche keine zum Retardiren der Schwingungen ausreichende Verdichtung der nächsten Luftschicht zu Stande kommen lässt, woraus sich die Unveränderlichkeit der Tonhöhe durch Ansatzröhren erklärt. Der Ton wurde, wie wir sahen, unter zwei Bedingungen der vertiefenden Einwirkung von Ansatzröhren zugänglich: einmal, wenn die Aussenränder der Zungen durch Pappdeckel gedeckt wurden, zwei-

tens, wenn die Zungen ungleich gespannt waren. Im ersten Fall liegt die Herstellung einer theilweise unbeweglichen Gränzschicht durch die Deckung auf der Hand, im zweiten Falle kommt dieselbe durch die verschiedene Excursionsweite der beiden Zungen zu Stande. Je grösser die Spannungsdifferenz, desto schwächer werden die Schwingungen der stärker gespannten Platte, desto unvollkommener die Bewegungen der Gränzschicht, welche sie darstellt, desto mächtiger mithin der retardirende Einfluss der wachsenden Verdichtung der Luftsäule. Derselbe Effect, welchen die Bedeckung der Aussenränder erzielt, lässt sich auch erreichen, wenn man die Aussenränder der Zunge in stärkerem Grade spannt, als die Innenränder, so dass sie mehr weniger in Ruhe bleiben, während letztere frei schwingen. Wir werden bei der Analyse des natürlichen Kehlkopfes die Verhältnisse aufsuchen, welche dort die Bildung einer unbeweglichen Gränzschicht vereiteln und somit die empirisch festgestellte Unabhängigkeit der Stimmbändertöne von der Höhe der angränzenden Luftsäulen eines Ansatz- und Windrohres nach Rinne's Theorie erklärlich machen. Aus dem eben Erläuterten geht hervor, dass wir die mit Ansatzröhren versehenen Zungeninstrumente in zwei Klassen scheiden müssen: in solche, bei welchen in Folge einer vorhandenen theilweise unbeweglichen Gränzschicht die angränzenden Luftsäulen durch ihre Länge bestimmend auf die Höhe des von den Zungen primär erzeugten Tones wirken: die Zungenpfeifen, und solche, welche trotz der Gegenwart jener Luftsäulen nur einfache Zungenwerke sind, weil die Luftsäulen wegen des Mangels jener unbeweglichen Gränzschicht durch ihre Länge keinen Einfluss auf die Höhe der Zungentöne ausüben können. Bei der letzteren Art der Zungenwerke, also auch beim Kehlkopf, kann daher selbstverständlich von einer Accommodation zwischen den Schwingungen der Zungen und der Luftsäulen ebensowenig die Rede sein, als von einer Compensation zwischen den Luftsäulen des Wind- und des Ansatzrohres. Allein es ist auch diesen beiden Luftsäulen keineswegs alle Bedeutung für die Töne der Zungen abzusprechen. Können sie auch durch ihre Dimensionen die Höhe derselben nicht modificiren, so üben sie doch auf die Stärke und den Klang der Töne einen wichtigen Einfluss, indem sie als begränzte Körper durch Bildung stehender Schwingungen zu Resonanzapparaten werden. Dass für diese Leistung, und zwar für die Bestimmung, Töne von sehr verschiedener Höhe durch Resonanz zu verstärken, auch die Veränderungen der Dimensionen der Luftsäulen und der sie begränzenden festen Wände von Wichtigkeit sind, ist eine bekannte Thatsache; wir werden unten die factischen Dimensionsänderungen der Luftsäulen am menschlichen Stimmorgan in diesem Sinne zu erklären suchen.[4]

[1] Wir verweisen auf die ausführlichen Arbeiten von W. Weber, J. Mueller und Rinne a. a. O. Ein trefflicher Auszug der Weber'schen Arbeit über die Zungen findet sich in Fechner's *Rep. d. Phys.* I. Bd. pag. 314. Vergl. auch Bindseil, *Akustik*, Potsdam 1839, u. Harless a. a. O. — [2] Rinne a. a. O. pag. 5 macht auf eine mögliche Quelle von Irrthümern bei diesen Versuchen aufmerksam, welche in der unvollkommenen Elasticität des Kautschucks begründet ist. Der Eigenton einer gespannten Kautschuckzunge sinkt von selbst und oft beträchtlich in Folge der Dehnung. Besonders rasch tritt dieses

Sinken ein, wenn die frisch aufgespannte Zunge Anfangs in starke Schwingungen versetzt wird. Man hat sich daher zu hüten, diese Vertiefung des Tones auf Rechnung der im Versuch angebrachten Ansatzröhren zu schieben. — [3] Weber fand, dass die metallischen Zungen im Gegensatz zu den membranösen beim schwachen Blasen etwas höher tönen, als beim starken. J. Mueller sucht indessen nachzuweisen, dass dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist. Die Erhöhung des Tones beim schwachen Blasen rührt nach ihm davon her, dass der schwache Luftstrom nicht die Zunge in ihrer ganzen Länge bis zu ihrer Befestigung in Schwingung versetzt. Hat man aber diejenige Stärke erreicht, welche die ganze Zunge in Bewegung setzt, so lässt sich, wie Mueller an der Mundharmonika sich überzeugte, durch weitere Verstärkung des Blasens der Ton ebenso, wie bei einer membranösen Zunge, merklich in die Höhe treiben. — [4] Wir haben bei obiger Darstellung nur drei Factoren, welche die Höhe eines Zungentones bestimmen, berücksichtigt, nämlich die Dimensionen und den Spannungsgrad der Zungen, die Stärke des Windes, und die unter Umständen wirksamen Dimensionen der angränzenden Luftsäulen des Wind- und Ansatzrohres. Harless hat sich mit grossem Fleisse bemüht, einen vierten Factor in der Richtung des Windes nachzuweisen, und seine Wirksamkeit genauer zu eruiren. Es scheint uns freilich, als ob Harless bei den zu diesem Behufe angestellten Versuchen den in Rede stehenden Factor nicht streng genug isolirt, und namentlich nicht ermittelt habe, ob bei der Art und Weise, auf welche er die Direction des Windes änderte, wirklich die veränderte Richtung an sich die beobachteten Veränderungen des Tones bewirkt habe, und nicht vielleicht nur mittelbar durch gleichzeitige Variation anderer Momente. Beifolgende Figur stellt einen Längsdurchschnitt des von Harless zu diesen Versuchen verwendeten Mundstückes mit den Apparaten zur Veränderung der Windrichtung dar. *ab* ist der Querschnitt der Zunge, welche die obere Oeffnung des Rahmens so weit deckt, dass zwischen ihrem Rande *b* und dem Rande von *c d* in der gezeichneten Stellung eine schmale Spalte bleibt. *c d* ist der Durchschnitt einer Zinnplatte, welche um eine durch *d* gehende horizontale Achse so gedreht werden kann, dass ihr vorderer Rand *c* die durch die punktirten Linien angedeuteten Bogen nach oben und unten beschreibt. Eine zweite Platte *e f* befindet sich im Inneren des Stimmkastens so angebracht, dass sie um eine durch *e* gehende Achse gedreht, den ebenfalls angezeichneten Bogen beschreibt. Harless gab nun den beiden Platten, besonders der einflussreicheren Zinnplatte *c d*, alle möglichen Stellungen, und untersuchte, welche Töne und bei welcher Windstärke, die durch ein Manometer gemessen wurde, dieselben hervorgebracht wurden. In Betreff der speciellen Zahlenergebnisse müssen wir auf Harless' ausführliche Tabellen und graphische Darstellungen verweisen. Im Allgemeinen geht aus denselben hervor, dass durch gleichzeitige Variation der Windstärke und Windrichtung bei gegebener Spannung der Membran beträchtliche Veränderungen der Tonhöhe hervorgebracht werden können, um so grössere, je geringer die ursprüngliche Spannung der Membran, im Maximum in Harless' Versuchen um eine übermässige Quarte, wenn der Grundton der Membran — *h* war. An dieser Veränderung der Tonhöhe hat aber die Veränderung der Windrichtung offenbar nur einen geringen ursächlichen Antheil; denn es können zwar bei verschiedenen Neigungswinkeln der Platte *cd* durch allmälige Veränderung der Windstärke sämmtliche Töne, deren die Platte bei gleichbleibender Spannung überhaupt fähig ist, hervorgebracht werden; bei gleichbleibender Windstärke dagegen, bei constantem beliebig hohen Manometerstand also, kann die Veränderung der Windrichtung den Ton höchstens um das Intervall eines grossen halben Tones ändern. Das Nähere, die von Harless ermittelten Gesetze (?) für das Wechselverhältniss beider Factoren, Windstärke und Richtung, unter verschiedenen Bedingungen, müssen wir im Original nachzulesen überlassen. Da bei der Drehung der Platten mit der Veränderung der Windrichtung



gleichzeitig eine Veränderung der Weite der Ritze nothwendig verbunden war, suchte Harless zu ermitteln, welchen Antheil etwa letzterer Umstand an den beobachteten Folgen habe. Er stellte daher eine Reihe von Versuchen an, in welchen er bei constanter Windrichtung die Weite der Spalte allein variirte. Er fand, dass bei tiefen Tönen Erweiterung der Ritze eine Vertiefung hervorbrachte, freilich aber nur, während er gleichzeitig, um überhaupt eine Ansprache zu ermöglichen, die Windstärke herabsetzen musste, so dass wieder zweifelhaft bleiben muss, welches von beiden Momenten das wirksame war. Bei hohen Tönen musste im Gegentheil mit der Erweiterung der Ritze die Windstärke wachsen, um eine Ansprache zu ermöglichen, ohne dass dabei die Tonhöhe verändert wurde. Jeder Ton verlangt eine bestimmte Weite der Ritze, um überhaupt anzusprechen; die Gränzen, innerhalb welcher die Weite variirt werden kann, ohne dass der Ton ausbleibt, sind um so enger, je grösser die Spannung der Zunge.

§. 274.

Akustik des Kehlkopfs. Nach dieser vorbereitenden Betrachtung der Zungenwerke im Allgemeinen wenden wir uns zur akustischen Untersuchung des Kehlkopfes selbst. Es kommt darauf an, nicht allein die Unterordnung desselben unter die Zungenwerke überhaupt zu begründen, sondern auch die physikalische Bedeutung seiner einzelnen Theile, ihre Beziehungen zur Tonbildung und Tonveränderung festzustellen, und die Geltung aller oben für die künstlichen Instrumente erörterten Regeln und Gesetze für das natürliche Instrument zu constatiren. Die Gleichheit des Kehlkopfs mit einem Zungenmundstück liegt auf der Hand und ist durch die einfachsten Versuche nachzuweisen. Ein frisch ausgeschnittener menschlicher oder thierischer Kehlkopf giebt beim Anblasen durch die Trachea reine klangvolle Töne, sobald die Stimmritze durch Gegeneinanderbewegung der beiden Giessbecken bis zu einem engen Spalt verengt ist. Dass dieser Ton durch Schwingungen der unteren Bänder als membranöse Zungen erzeugt wird, lehrt erstens der Augenschein, indem man deutlich die Vibrationen dieser Bänder wahrnehmen kann, und wird weiter dadurch erwiesen, dass der Ton ausbleibt, wenn wir in der Wand der Trachea, oder zwischen Ring- und Schildknorpel ein Loch anbringen, dass dagegen die Tonbildung ungestört bleibt, wenn wir einerseits die Trachea beliebig verkürzen, oder ganz wegnehmen und den Kehlkopf selbst anblasen, andererseits alle oberhalb der unteren Stimmbänder gelegenen Theile des Kehlkopfs, auch die oberen Stimmbänder, entfernen. Beobachtungen an lebenden Thieren und Menschen bestätigen diese Grundthatsachen. Verletzung der Trachea (Luftröhrenfistel) hebt die Stimmbildung auf, Halswunden über den Bändern, krankhafte Zerstörung der oberen Stimmbänder des Kehldeckels beeinträchtigen sie nicht wesentlich.

Der Erste, welcher den Kehlkopf selbst einer erschöpfenden Reihe exacter Versuche über die Bedingungen und Gesetze der Tonerzeugung unterwarf, war J. Mueller. Wir deuten zunächst das von ihm eingeschlagene Verfahren und dessen Modificationen durch seine Nachfolger an, um dann die Resultate, zu welchen er und Andere gekommen sind, darzulegen. Es kam darauf an, erstens den unteren Stimmbändern jeden

beliebigen, genau messbaren Grad der Spannung, zweitens der Stimmritze jede mögliche Form und Weite geben, drittens einen Luftstrom von beliebiger, ebenfalls genau messbarer Stärke auf die Bänder durch die als Anspruchsrohr dienende Trachea wirken lassen zu können. Zur Spannung der Bänder benutzte Mueller das natürliche Mittel, die Bewegungen des Schildknorpels gegen den fixirten Ringknorpel mit den ebenfalls fixirten Giesskannenknorpeln, aber nicht um jene durch die unteren Hörner gehende horizontale Achse. Er band zu diesem Zweck die hintere Wand des Ringknorpels auf ein Bretchen fest, steckte durch die Basen beider Giesskannen quer von einer Seite zur andern einen Pfriemen, welcher sie zunächst nebeneinander fixirte, zugleich aber eine Erweiterung und Verengerung der Stimmritze durch Gegeneinanderschieben oder Voneinanderrücken der beiden Knorpel gestattete, und band endlich den Pfriemen ebenfalls auf jenes Bretchen fest. War so die hintere Wand fixirt, so wurde am Winkel des Schildknorpels dicht über der Stelle, von welcher innerlich die Stimmbänder entspringen, äusserlich eine Schnur befestigt, dieselbe nach vorn zu in der Ebene der Stimmbänder über eine Rolle geleitet, und an ihrem Ende eine kleine Wagschale befestigt. Wurde nun die Befestigung der unteren Schildknorpelhörner am Ringknorpel gelöst, so dass ein Zug an jener Schnure die vordere Kehlkopfwand mit den vorderen Enden der Stimmbänder von der fixirten hinteren Wand mit den hinteren Enden der Bänder entfernen konnte, so liess sich durch Einlegen von verschiedenen Gewichten in die Wagschale den Bändern jeder beliebige Grad der Spannung geben. So vollkommen letzterer Zweck bei dieser Methode erreicht werden kann, so lässt sich nicht in Abrede stellen, dass die Art der Befestigung der Giesskannen nicht alle im Leben möglichen Formen der Stimmritze herzustellen erlaubt. Harless hat daher eine weit complicirtere, umständlichere Methode ausgesonnen. Sie besteht im Wesentlichen darin, dass nicht der Ring-, sondern der Schildknorpel durch zwei von oben und unten her in seine Platten eingestossene Haken unverrückt fixirt, die Spannung der Bänder dadurch hervorgebracht wird, dass der vordere Theil des Ringknorpels mittelst eines Hebels, an dessen vorderem Arme sich eine Wagschale befindet, dem unteren Rande des Schildknorpels beliebig genähert werden kann, während ein sehr künstlich zusammengesetzter Zangen- und Hebelapparat die Giesskannenknorpel in jede mögliche Stellung zu bringen und in derselben zu fixiren gestattet. Es ist indessen durch diese Methode kaum ein Vortheil erreicht, welcher die Schwierigkeit der Herstellung und die Umständlichkeit des Gebrauches der Vorrichtungen irgend aufwöge; die Möglichkeit, der Stimmritze jede Form geben zu können, ist darum nicht von so hohem Werthe, weil auf die Entstehung der Töne nur ihre Weite einen in Betracht kommenden Einfluss hat. Entschieden fehlerhaft scheint uns die Methode von Liscovius zu sein, welcher, wie Harless nach ihm, den Schildknorpel fixirte, wie Mueller die beiden Giesskannen durch eine querdurchgesteckte Stricknadel verband, den die Bänder spannenden und abspannenden Zug aber so an den Giesskannen selbst anbrachte, dass

diese gegen den Ringknorpel nach vorn und nach rückwärts gedreht wurden. Da diese Bewegung nicht in der Beschaffenheit des Gelenkes zwischen Giesskannen- und Ringknorpel begründet ist, geht hierbei nothwendig ein Theil der zur Spannung der Bänder bestimmten Zugkräfte durch die der Bewegung entgegenstehenden Widerstände verloren, so dass keine genauen Werthe für das Verhältniss der spannenden Kräfte und der Tonhöhe gewonnen werden können. Da alle oberhalb der unteren Stimmbänder befindlichen Theile zum Tonangeben völlig entbehrlich sind, entfernte sie Mueller zur Erleichterung der Manipulation und Beobachtung. Das Anblasen der Bänder führte Mueller mit dem Munde durch ein in die Trachea eingepasstes kurzes Holzrohr aus, eine Methode, die allerdings einfach ist, allein schon wegen der Schwierigkeit, eine bestimmte Druckhöhe längere Zeit hindurch constant zu unterhalten, gegen die andere Methode, die Erzeugung der Schwingungen durch ein Gebläse, im Nachtheil ist. Mueller u. A. hatten den Gebrauch des Gebläses verworfen, weil durch den trocknen Luftstrom desselben die Bänder zu schnell ausgetrocknet und dadurch zum Tönen untauglich wurden. Harless hat diese Uebelstände beseitigt, indem er die Luft erwärmte und mit Wasserdampf sättigte. Ein in das Anspruchsrohr dicht unter dem Kehlkopf eingefügtes Manometer giebt den vom Luftstrom ausgeübten Seitendruck genau an. Mit Hülfe dieser Methoden sind die nachfolgenden Thatsachen und Gesetze festgestellt worden.

Die wesentlichsten Momente, welche die Höhe des Kehlkopftones bestimmen, sind der Spannungsgrad der tongebenden Bänder, und die Länge derselben. Im Gegensatz zu den Saiten geben die Stimmbänder bereits im vollkommen erschlafften Zustand, wie er sich am ausgeschnittenen Kehlkopf von selbst herstellt, klangvolle Töne, jedoch in der Regel nur, wenn man die Stimmritze, oder richtiger die Stimmbänder selbst beträchtlich verkürzt, indem man ihre hintersten Parthien mit einer Pincette zusammendrückt, so dass nur die vorderen durch den Luftstrom in Schwingungen versetzt werden können. Dieser Unterschied von den Saiten ist in der Beschaffenheit des Materials der Bänder begründet; schon die geringe Dehnung, welche der Luftstrom in ihnen in völlig erschlafftem Zustande hervorbringt, genügt zur Erweckung einer elastischen Gegenwirkung, welche den Rückgang der Bänder, mithin die Entstehung regulärer Schwingungen einleitet. Das Verhältniss beider Factoren der Tonhöhe, der Spannung und der Länge, ist ein solches, dass sie sich wechselseitig compensiren können; d. h. es können tiefe Töne von kurzen, wie von langen Bändern, hohe Töne auch von langen Bändern hervorgebracht werden, sobald die Bänder bei grösserer Länge für hohe Töne in entsprechendem Grade mehr gespannt, bei grösserer Kürze für tiefe Töne entsprechend mehr erschlafft sind. Sind die beiden Bänder des Kehlkopfes in ungleichem Grade gespannt, so dass jedes für sich angesprochen, einen anderen Grundton giebt, so geben sie beim gemeinschaftlichen Anblasen, wie die Kautschuckzungen des künstlichen Kehlkopfs, doch in der Regel nur einen Ton, indem entweder nur eines von beiden Bändern tönt, oder beide ihre Schwingungen

gegenseitig accommodiren. Aeusserst selten kommen gleichzeitig zwei Töne zum Vorschein. Es ereignet sich, dass bei unverändertem Spannungsgrad zuweilen statt des Grundtones ein viel höherer Ton anspricht, dies geschieht, wenn die Bänder in einem Theile ihrer Länge beim Schwingen anstossen und so die Bildung eines Schwingungsknotens veranlassen. Es fragt sich nun, nach welchem Gesetz die Stimmbänder mit der Zunahme der Spannung ihre Tonhöhe verändern, ob nach dem für die Saiten gültigen Gesetz, bei welchen die Schwingungsmengen im geraden Verhältnisse, wie die Quadratwurzeln der spannenden Kräfte zunehmen, oder nach einem anderen. Die zahlreichen Versuche Mueller's haben gezeigt, dass die Forderungen dieses Gesetzes von den Stimmbändern nur annähernd erfüllt werden, obwohl in solchem Grade annähernd, dass die Analogie zwischen Saiten und Stimmbändern unverkennbar ist. Nach dem Gesetz müssten die Töne der Stimmbänder um Octaven steigen, wenn sich die Gewichte, mit denen die Wagschale der beschriebenen Kehlkopfvorrichtung belastet wird, wie $n : n^2 : n^3$ verhielten; es bleiben aber die Töne fast constant um halbe, ganze, selbst mehrere ganze Töne unter der geforderten Höhe zurück; so waren bei Belastung der Wagschale mit 4, 16 und 64 Loth die zugehörigen Töne in mehreren Versuchen $\overline{c}\ \overline{a}\ \overline{\overline{gis}}$ (statt $\overline{c}\ \overline{\overline{c}}\ \overline{\overline{\overline{c}}}$), $\overline{cis}\ \overline{h}\ \overline{\overline{ais}}$, $\overline{ais}\ \overline{fis}\ \overline{\overline{g}}$, $\overline{d}\ \overline{\overline{c}}\ \overline{\overline{a}}$ u. s. f., nur in einem Versuche $g\ \overline{g}\ \overline{\overline{g}}$, wie das Gesetz verlangt. Die zuweilen beträchtlichen Abweichungen vom Gesetz können bei Versuchen am Kehlkopf, ausser von den Bändern, zum Theil von verschiedenen Nebenumständen abhängen, so von der Aufzehrung eines Theiles der spannenden Kräfte durch Widerstände, welche bei der Bewegung der Knorpel gegeneinander entstehen,[1] von der ungleichen Spannung beider Bänder, von der ungleichen Stärke des Anblasens. Dass indessen nicht alle Abweichungen aus diesen Nebenumständen erklärlich sind, geht daraus hervor, dass auch bei ausgeschnittenen, frei gespannten und durch einen Tubulus angeblasenen Stimmbändern die Erhöhung der Töne etwas hinter dem von dem Gesetze geforderten Grade zurückbleibt, während isolirte Kautschuckzungen in dieser Beziehung mit den Saiten völlig übereinstimmen. Der Umfang, in welchem sich am ausgeschnittenen Kehlkopf die Töne der Stimmbänder durch Vermehrung der Spannung verändern lassen, beträgt nach Mueller ohngefähr zwei Octaven, bei weiterer Erhöhung der Spannung entstehen nur noch unangenehme höhere, pfeifende oder schreiende Töne. Mueller änderte bei diesen Versuchen die Spannungsmethode insofern, als er den Zug nicht in der Richtung der Bänder wirken liess, was nur dann nothwendig ist, wenn es sich um Ermittlung der Verhältnisse zwischen Schwingungsmengen und spannender Kraft handelt, sondern die natürliche Hebelbewegung des Schildknorpels gegen den fixirten Ringknorpel verwendete, indem er die Gewichte an einem senkrecht vom Winkel des Schildknorpels herabhängenden Faden wirken liess. Bei zwei an einem männlichen Kehlkopf ausgeführten derartigen Versuchsreihen stieg in der ersten der Ton von *ais* bis zu $\overline{\overline{\overline{dis}}}$, bei einer allmäligen Vermehrung der Gewichte von $^1/_2$

bis zu 37 Loth; in der zweiten erhöhte sich der Ton von *h* bis $\overline{\overline{dis}}$ bei gleicher Vermehrung der Gewichte. Die Erhöhung des Tones um das Intervall eines halben Tones erforderte verschiedene Gewichtserhöhung bei verschiedenen Graden der Spannung; im Anfang, bei tieferen Tönen genügte dazu eine Gewichtszunahme von $\frac{1}{2}$ Loth, während bei den höheren Tönen eine Vermehrung um 2—3 Loth erforderlich war. Der Ton, welcher bei Abwesenheit jedes spannenden Zuges bei der natürlichen Lage der Kehlkopfknorpel entsteht, ist nicht der tiefstmögliche; es lässt sich derselbe vielmehr noch beträchtlich weiter vertiefen, wenn man die Bänder künstlich weiter abspannt. Dies bewerkstelligt man, wenn man einen dem spannenden Zug entgegengesetzt gerichteten anbringt, einen Faden von dem Winkel des Schildknorpels nach rückwärts über eine Rolle führt, und eine daran befindliche Wagschale mit zunehmenden Gewichten belastet, so dass der vordere Ansatzpunkt der Bänder dem fixirten hinteren mehr und mehr genähert wird. Mueller konnte auf diese Weise den Grundton $\overline{dis}$ bei einer Vermehrung der abspannenden Gewichte von 0,3 Loth auf 3,8 Loth bis zu *H* vertiefen. Harless giebt an, durch diese Methode selbst das tiefe *E* erreicht zu haben, von welchem Grundton aus, ist nicht angegeben.

Die Veränderung der Stärke des Blasens, welche wir bei künstlichen Zungen als von wesentlichem Einfluss auf die Tonhöhe kennen gelernt haben, übt denselben Einfluss in ungleich höheren Graden auf die Töne der Stimmbänder aus. Mueller und Liscovius fanden, dass sich durch allmälige Verstärkung des Blasens der Grundton bei unveränderter Spannung um eine Quinte und mehr in die Höhe treiben lässt, und zwar durch alle halben Töne und deren Zwischenstufen hindurch.[2] Harless hat diesen Punkt genauer verfolgt, indem er bei verschiedenen ursprünglichen Spannungen der Bänder die Stärke des Windes, welche den verschiedenen Stufen der Tonerhöhung entsprach, manometrisch bestimmte. Er folgert aus einem Vergleich der Elasticitätsverhältnisse des Stimmbandgewebes mit denen des Kautschucks, dass beide insofern sich verschieden verhalten müssen, als bei letzterem die Vermehrung der Schwingungsmengen um eine bestimmte Grösse bis nahe vor das erreichbare Maximum ziemlich gleiche Verstärkung des Windes verlange, während bei den natürlichen Bändern diese Verstärkung rasch wachsen müsse in dem Maasse, als der Ton bereits in die Höhe getrieben sei. Die directen Versuche bestätigen diese Voraussetzung nur unvollkommen, verschiedene nicht zu beseitigende Uebelstände verhindern, dass sich am natürlichen Präparat ein bestimmtes gesetzliches Verhältniss zwischen Manometerständen und Schwingungsmengen geltend macht. Ein Vergleich der natürlichen Zungen mit künstlichen aus Arterienhaut verfertigten ergab, dass bei ersteren eine bestimmte Erhöhung des Manometerstandes eine weit beträchtlichere Vermehrung der Schwingungsmengen bewirkt, als bei letzteren. Den Kautschuckzungen sprach Mueller nur in sehr geringem Grade die Eigenschaft zu, ihre Tonhöhe durch Verstärkung des Blasens zu ändern; Harless wies nach, dass Zungen von

vulkanisirtem Kautschuck unter Umständen denen des Kehlkopfes in dieser Beziehung durchaus nicht nachstehen.

Es fragt sich, welchen Einfluss die verschiedenen Modificationen der Stimmritzenform auf den Ton der Bänder haben, ob blos die Leichtigkeit des Anspruchs von ihrer Beschaffenheit abhängt, oder auch die Höhe des Tones. J. Mueller stellt letzteren Einfluss mit Bestimmtheit in Abrede; der Ton ist nach ihm erstens bei enger und weiter Stimmritze, sobald die Spannung der Bänder wirklich unverändert bleibt, derselbe, spricht bei weiter nur schwerer, bei einer gewissen Weite gar nicht mehr an. Es hat aber auch zweitens keinen Einfluss auf die Tonhöhe, ob der hintere zwischen den Giesskannen selbst gelegene Theil der Stimmritze, die sogenannte Athemritze, geschlossen oder offen ist. Der Anspruch erfolgt am leichtesten, wenn dieselbe geschlossen oder wenigstens beträchtlich verengt ist. Diese Ansicht hat von einigen Seiten her Widerspruch zu erfahren gehabt. Harless hat auf die Momente aufmerksam gemacht, welche zu der irrthümlichen Ansicht, dass die Stimmritzenweite und Form auf die Tonhöhe von Einfluss sei, geführt haben. Es ist nämlich nur unter ganz besonderen, schwer herbeizuführenden Verhältnissen möglich, bei Veränderung der Form und Weite der Stimmritze alle übrigen erwiesenermaassen die Tonhöhe bestimmenden Momente unverändert zu lassen. Die Art der Bewegungen der Giesskannenknorpel bringt es mit sich, dass bei jedweder Stellungsveränderung derselben, welche wir zum Zweck der Formveränderung der Stimmritze herbeiführen, nothwendig mehr weniger auch eine Verlängerung oder Verkürzung des Stimmbandes eintritt, da die Ansatzpunkte der Bänder an den Vocalfortsätzen für keine Bewegung derselben die Drehpunkte bilden. Tritt also keine Compensation dieser Längenveränderung der Bänder durch entsprechende Bewegungen zwischen Ring- und Schildknorpel ein, so wird jenes Nebenresultat der Stimmritzenveränderung eine Veränderung der Tonhöhe bedingen. Zweitens verändert sich nothwendig mit der Verengerung und Erweiterung der Stimmritze, mit der Schliessung und Oeffnung der Athemritze die Windstärke, trotz unveränderter Anstrengung der Exspirationsmuskeln oder unveränderter Belastung des Gebläses, wie das Manometer lehrt, und die Betrachtung der Verhältnisse *a priori* erwarten lässt. Ein Beispiel von Harless diene zur Erläuterung. War die Schwingungszahl der Stimmbänder bei mittlerer Breite der Stimmritze und offener Athemritze = 136,9 (— *Cis*) und der Manometerstand = 70 Mm. (Wassersäule), so stieg mit Verschluss der Athemritze die Schwingungszahl auf 139,5, der Manometerstand auf 75 Mm., mit der Annäherung der Stimmränder bis zur Berührung aber die Schwingungszahl auf 165,3 (*E*), der Manometerstand auf 95 Mm. Da Harless bei diesen Versuchen durch seine complicirte Vorrichtung die Veränderung der Stimmbandlänge mit der Stellungsveränderung der Giesskannenknorpel eliminirt hatte, können wir mit vollem Recht die beobachtete Tonerhöhung als Resultat des erhöhten Luftdrucks, mithin überhaupt den Einfluss der Stimmritzenform auf die Tonhöhe als einen scheinbaren, nur indirecten betrachten.[3]

Weiter haben wir am Kehlkopf zu prüfen, ob die **Höhe des Tones** seiner Zungen von den Dimensionen eines **Ansatz- und Windrohres** abhängig ist, oder nicht, ob demnach derselbe zu den einfachen Zungenwerken oder zu den Zungenpfeifen zu rechnen ist. Wir haben bereits vorläufig angedeutet, dass er zu ersteren gehört, weil unter gewöhnlichen Verhältnissen, wie J. Mueller erwiesen und Rinne bestätigt, die Länge beider Rohre, d. h. der vor und hinter den Zungen befindlichen Luftsäulen keinen merklichen Einfluss auf die Tonhöhe hat. J. Mueller giebt an, bei Verlängerung des Windrohres von kleinen zu grossen Dimensionen bei gleichmässigem Blasen entweder gar keine Vertiefung, oder nur eine solche um einen halben, sehr selten um einen ganzen Ton erreicht zu haben; ebenso inconstant und gering erwies sich der Einfluss der Verlängerung eines Ansatzrohres, auch wenn er der Trachea ein hölzernes Rohr substituirte. Mueller sucht die Ursache dieser Verschiedenheit des Kehlkopfs von künstlichen Zungenwerken in dem Umstande, dass beim Kehlkopf nur die Schwingungen der eigentlichen Stimmbänder in Betracht kommen, indem die äusseren Theile der Stimmfalten nicht mit gespannt werden, während bei Kautschuckzungen ein viel innigerer Zusammenhang zwischen den Rändern und den äusseren Parthien stattfinde, wodurch diese zu viel mehr Modificationen von Schwingungen und Tönen bei den von der Länge des Ansatz- und Windrohres ausgehenden Bedingungen fähig werden sollen. Rinne hat dagegen, wie im vorhergehenden Paragraphen erörtert wurde, die Ursache gewissermaassen in dem entgegengesetzten Umstande gesucht, nämlich darin, dass die Stimmbänder in ihrer ganzen Breite schwingen und dadurch die Bildung einer theilweise unbeweglichen Gränzschicht, die er als Bedingung für den Einfluss angränzender Luftsäulen nachwies, unmöglich machen. Ausser diesen Totalschwingungen der Stimmhäute hebt Rinne noch die starken Mitschwingungen aller Muskeln und Knorpel des Kehlkopfs hervor, welche ebenso hindernd auf die Bildung einer hinreichenden Verdichtung der Luft in der Umgebung der Stimmbänder einwirken, und dieselbe selbst dann vereiteln, wenn das eine Stimmband durch ein hölzernes Bretchen ersetzt wird. Am geringsten werden diese Mitschwingungen der Kehlkopfwände bei stark verknöcherten Kehlköpfen ausfallen, daher gelang es auch Rinne an einem solchen, bei dem er obendrein einem Stimmband ein Bretchen substituirt hatte, durch Verlängerung des Windrohres unter Umständen eine Vertiefung von — $\overline{\overline{dis}}$ auf $\overline{cis}$, in anderen Versuchen von + $\overline{\overline{dis}}$ auf — $\overline{d}$, sogar von — $\overline{f}$ auf + $\overline{cis}$ und von — $\overline{fis}$ auf + $\overline{c}$ zu erzielen, während Ansatzrohre auch dann noch die Tonhöhe unverändert liessen. Bei nicht verknöcherten Kehlköpfen blieb der Ton unverändert bei Ansatz- und Windrohren von jeder Länge. So viel steht jedenfalls unzweifelhaft fest, dass am lebenden Menschen von einer Bedeutung der Luftröhre und der vor den Zungen liegenden Höhlen für die Tonhöhe, von einer Bestimmung derselben, neben der Stimmbandspannung und Windstärke einen Factor für die Veränderung der Tonhöhe abzugeben, keine Rede sein kann; selbst

wenn die Bedingungen für einen Einfluss ihrer Dimensionen am Kehlkopf erfüllt wären, könnte ja doch selbst die grösstmögliche Verschiebung des Kehlkopfes diese Dimensionen kaum so weit ändern, dass die Tonhöhe um das Intervall eines halben Tones vertieft würde, um so weniger, da ja eine Verlängerung des Windrohres mit Verkürzung des Ansatzrohres und umgedreht verbunden zu sein pflegt.

Mueller glaubt noch ein Mittel zur Erhöhung des Tones in der Verengerung des zunächst unter den Stimmbändern gelegenen Raumes, des *aditus glottidis inferior* nachgewiesen zu haben, und schreibt diesen Effect der Contraction der *musculi thyreoarytaenoidei* zu. Er stützt diese Ansicht auf folgenden Versuch. Schneidet man an einem Kehlkopf die oberhalb der unteren Stimmbänder gelegenen Theile weg und präparirt, nachdem die Giesskannen befestigt, die Athemritze geschlossen ist, die genannten Muskeln zu beiden Seiten der Stimmbänder bis auf die innere Kehlkopfschleimhaut ab, welche hier die Wand des trichterförmigen Stimmritzeneinganges bildet (s. die Figur pag. 1130), so kann man die Töne der Stimmbänder beträchtlich erhöhen, wenn man zu beiden Seiten diese Membran so nach innen drückt, dass jener trichterförmige Raum verengt wird. Dieselbe Wirkung soll der jederseitige Thyreoarytaenoideus hervorbringen, und daher die Stelle eines Stopfens vertreten, der nach Mueller bei künstlichen Zungenwerken eine Tonerhöhung hervorzurufen im Stande ist. Ausserdem soll dieser Muskel aber auch als Dämpfer wirken, indem er das Mitschwingen der äusseren Theile der Stimmmembranen beeinträchtigt, und dadurch zur Erhöhung des Tones beitragen können. Es geht bereits aus den in den vorigen Paragraphen gegebenen Erörterungen hervor, dass dieser Theil der Mueller'schen Theorie Vieles gegen sich hat. Erstens haben wir gesehen, dass Rinne's Erfahrungen gegen die Tonerhöhung membranöser Zungen durch Stopfen sprechen, wodurch die von Mueller gegebene Erklärung des Phänomens zweifelhaft wird, zweitens ist durchaus nicht unzweifelhaft, ob der fragliche Muskel bei seiner Contraction wirklich eine solche Verengerung des *aditus glottidis* hervorbringen kann, wie sie Mueller durch Druck (mit Scalpellstielen) auf die Wände des trichterförmigen Raumes bewerkstelligte. An dem Factum, dass ein solcher Druck Tonerhöhung zur Folge hat, ist natürlich nicht zu zweifeln, aber die Erklärung desselben kann in verschiedenen Umständen gesucht werden. Geben wir auch zu, dass bei diesem Druck kein spannender Zug auf die Stimmbänder selbst ausgeübt werde, so ist doch nicht zu übersehen, dass durch die Verengerung *ceteris paribus* die Windstärke gesteigert werden muss. Dass dem wirklich so ist, geht aus einem Versuch von Harless hervor. Derselbe verfertigte ein nach oben zu einer Spalte verjüngtes Ansatzstück an die Windröhre, welches er den Stimmbändern mehr und mehr nähern konnte, und dadurch denselben Effect, wie Mueller durch seitlichen Druck auf die Trichterwände, erreichte. Es ergab sich, dass mit der allmäligen Näherung, während der Ton um einen ganzen Ton sich hob, die Widerstände so vermehrt wurden, dass die Wassersäule des Manometers bei gleichbleibender Belastung des

Gebläses um 175 % stieg. Es lässt sich hiernach diese nothwendig mit der Verengerung des Aditus verbundene Steigerung der Windstärke wohl als das tonerhöhende Moment ansehen, wenn auch, wie Harless angiebt, eine Entlastung des Gebläses zur Gleicherhaltung der Windstärke, statt die Tonerhöhung aufzuheben, ein gänzliches Verstummen des Tones zur Folge hat. Dies beweist nur, dass die Verengerung die Ansprache des Tones erschwert. Rinne, welcher ebenfalls bezweifelt, dass die Thyreoarytaenoidei im Leben denselben Effect, wie der Druck auf die Wände des Trichters, hervorbringen können, ist der Ansicht, dass, wenn die Contraction der Muskeln wirklich eine Tonerhöhung bewirke, dies durch Verkleinerung des Querschnittes der schwingenden Theile geschehe; er stützt sich dabei auf das bekannte Gesetz, dass die Tonhöhe von gespannten Saiten und Streifen sich *ceteris paribus* umgekehrt wie die Querschnitte derselben verhält. Dass diese Muskeln nicht auch dadurch den Ton erhöhen können, dass sie mit einem Theil ihrer Fasern an den Stimmbändern wie an Sehnen ziehen, und sie dadurch nach aussen zu spannen vermögen, geht aus dem, was wir oben über Verlauf und Endigung ihrer Fasern gesagt haben, hervor.

Die Frage nach der akustischen Bedeutung der oberen Stimmbänder, der Morgagni'schen Ventrikel, des Kehldeckels fällt zusammen mit der Frage nach den Resonanzverhältnissen im menschlichen Stimmorgan. Es fehlt nicht an Hypothesen über die Bestimmung dieser Theile, höchst wahrscheinlich kommen sie nur als Resonanzapparate in Betracht, zu denen sie sich in Folge ihrer physikalischen Eigenschaften, ihrer Form und Lage sehr wohl eignen. Der nächste Zweck der Morgagni'schen Taschen kann kein anderer sein, als die unteren Stimmbänder frei zu machen, dass sie selbst die grössten Excursionen ungehindert ausführen können; ihre Bildung ist nur durch die Gegenwart der oberen Stimmbänder bedingt, ohne welche das Ansatzrohr unmittelbar über den unteren Stimmbändern beginnen würde. Welche Bestimmung haben die oberen Bänder? Dass sie nicht zur Erzeugung tönender Schwingungen für sich oder mit den unteren Stimmbändern bestimmt sind, ist längst entschieden; es gelingt zwar, auch von ihnen Töne zu erhalten, aber unter Bedingungen, welche im Leben niemals erfüllbar sind. Dagegen kann man sich leicht durch den Augenschein überzeugen, dass sie bei den Tönen der unteren Bänder in lebhafte Mitschwingungen gerathen; in diesen Mitschwingungen und deren Uebertragung auf die festen Wände des Kehlkopfs liegt jedenfalls ihre Aufgabe. Dass gespannte elastische Membranen mit Leichtigkeit Schallwellen der Luft aufnehmen, und ebenso leicht an feste Körper abgeben, ist eine physikalische Thatsache, die schon bei Betrachtung der Schallleitung im Gehörorgan gebührende Würdigung gefunden hat. Dass die oberen Stimmbänder bei allen möglichen Spannungsgraden der unteren gleich leicht in Mitschwingung gerathen, kann uns nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, dass sie zwar schwächer gespannt als die unteren sind, aber jedes Moment, welches die Spannung der unteren erhöht oder verringert, auch die Spannung der oberen in ganz entspre-

chender Weise verändert. Da nun eine gespannte Membran um so leichter auf einen Ton von bestimmter Höhe resonirt, je näher ihr eigner Grundton dem äusseren Ton, so erhält diese gleichzeitige Spannung und Abspannung der oberen Bänder mit den unteren ihre augenscheinliche Erklärung. Die Kehlkopfwände selbst sind keiner Veränderung fähig, welche ihre Resonanzverhältnisse der Tonhöhe entsprechend abzuändern vermöchte; nun übertragen zwar schon die unteren Stimmbänder ihre Schwingungen direct auf die Kehlkopfwände, allein trotzdem ist eine Verstärkung dieser Uebertragung durch die oberen Bänder gewiss von hoher Wichtigkeit für die Stärke der Resonanz. RINNE vergleicht diese Uebertragung sehr richtig mit den Vorgängen bei einer Violine, bei welcher die schwingenden Saiten durch den Steg dem Resonanzboden ihre Schwingungen mittheilen.

Als Resonanzapparate kommen ausser den oberen Stimmbändern und den Kehlkopfwänden auch die vor und hinter den Zungen befindlichen begränzten Luftsäulen und die sie begränzenden Wände der Trachea und des Ansatzrohres in Betracht. Nach RINNE bilden sämmtliche elastische Gebilde mit der von ihnen eingeschlossenen Luftsäule bis zum Kehldeckel, der die letztere bald mehr bald weniger von der Mund- und Nasenhöhle absperrt, einen einzigen Resonanzapparat. Jede der beiden Luftsäulen, die der Trachea und die des Ansatzrohres, als selbstständig resonirend zu betrachten, ist darum unzulässig, weil wir dann zur Erklärung der stehenden Schwingungen in jeder derselben einen Schwingungsknoten an ihren äussersten Enden annehmen müssten, die Bildung eines solchen in der beide Säulen begränzenden Ebene der unteren Stimmbänder aber durch deren Schwingungen, wie oben nachgewiesen wurde, verhindert wird. RINNE weist ferner nach, dass die Dimensionen des Wind- und Ansatzrohres, welche beim Kehlkopf ohne allen Einfluss auf die Höhe des Tones sind, für die Resonanz dagegen eine wichtige Rolle spielen. Sein Raisonnement ist folgendes. Jeder Körper resonirt am leichtesten auf den Ton, der seinem Eigenton gleich ist, oder nahe kommt. Der Eigenton eines Rohres hängt aber nicht allein von den Dimensionen der eingeschlossenen Luftsäule ab, sondern in hohem Grade auch von dem Festigkeitsgrade seiner Wandungen, so dass der Eigenton mit der vermehrten Festigkeit sinkt; SAVART konnte den Ton einer einfüssigen Röhre durch Befeuchten ihrer Wandungen um mehr als zwei Octaven vertiefen. Nun ist Thatsache, dass die Trachea beim Singen hoher Töne verlängert, beim Singen tiefer Töne verkürzt wird, durch Auf- und Niedersteigen des Kehlkopfes. Die hierbei eintretenden Aenderungen in der Länge der Luftsäulen sind den durch die Theorie für eine Anpassung der Resonanzverhältnisse bei hohen und tiefen Tönen geforderten gerade entgegengesetzt, da der Eigenton der Trachealuftsäule mit der Verlängerung sinken, mit der Verkürzung steigen müsste. Allein mehr als die Längenveränderung der Luftsäule kommt die Festigkeitsänderung der Tracheawände, welche beim Emporsteigen des Kehlkopfs gespannt, beim Niedersteigen abgespannt werden, in Betracht. Die Abspannung wirkt wie die Befeuchtung an der

SAVART'schen Röhre, vertieft den Eigenton, ist daher beim Singen tiefer Töne, bei welchem sie wirklich eintritt, ganz am Platze. Zu Gunsten dieser hypothetischen Deutung des Nutzens der factischen Kehlkopfbewegungen führt RINNE die Erfahrung an, dass die starken Erzitterungen der Trachea und des ganzen Brustkorbes, welche man beim Singen sehr tiefer Töne deutlich fühlt, unmerklich und zugleich die Töne weniger klangvoll werden, wenn wir dieselben Töne mit in die Höhe gezogenem Kehlkopf hervorbringen.

Es bleibt uns noch übrig, eine merkwürdige akustische Erscheinung am menschlichen Zungeninstrument zu besprechen, welche noch immer einer genügenden widerspruchsfreien Erklärung bedarf, d. i. die Erzeugung zweier von Klang ganz verschiedener Register von Tönen, der sogenannten Brusttöne und Falsettöne. Es lässt sich die Art des Klanges und seiner Verschiedenheit bei beiden Registern natürlich nicht definiren und beschreiben; wir müssen darauf rechnen, dass Jeder durch Erfahrung eine bestimmte Vorstellung von demselben gewonnen hat. Die Brusttöne sind im Allgemeinen die tieferen, die Falset- oder Fisteltöne die höheren und höchsten; Töne von gewisser mittlerer Höhe können im Klange beider Register hervorgebracht werden. Auch auf dem ausgeschnittenen Kehlkopf lassen sich beide Register hervorbringen, und zwar ereignet es sich bei gewissen mittleren Spannungsgraden der Bänder, dass bald ein tieferer Brustton, bald ein höherer Falsetton anspricht; ersterer bei starkem, letzterer bei schwachem Blasen. Bei ganz schwacher Spannung oder Abspannung der Bänder spricht unter den gewöhnlichen Verhältnissen immer nur ein Brustton, bei den höchsten Graden der Spannung immer nur ein Falsetton an, mag man stark oder schwach blasen. Nach HARLESS kann allerdings auch bei den höchsten Graden der Abspannung ein Fistelton erzeugt werden, aber nur, wenn dabei das eine Band etwas über die Ebene des anderen emporgehoben, und das tiefer stehende ein klein wenig mehr als das gehobene gespannt wird; es fistulirt dann das höher stehende, schwächer gespannte Band. HARLESS ist geneigt anzunehmen, dass auch im Leben dieses Mittel zur Erzeugung von Fisteltönen zuweilen willkührlich oder unwillkührlich angewendet werde, z. B. beim sogenannten Jodeln, bei welchem Brusttöne und höchste Fisteltöne schnell miteinander abwechseln. Es fragt sich nun: auf welchen Momenten beruht die Entstehung des einen und des anderen dieser beiden so verschiedenen Klangregister? Dass die Spannung der Bänder nur ein unwesentliches Moment ist, geht aus dem eben erwähnten Umstand, dass bei gleicher Spannung beide Register auftreten können, hervor. Der wesentliche Unterschied im Verhalten der Bänder besteht nach LEHFELDT und J. MUELLER darin, dass bei den Brusttönen die Bänder in ihrer ganzen Breite mit grossen Excursionen schwingen, bei den Fisteltönen dagegen nur die feinen Innenränder derselben vibriren. In beiden Fällen schwingen die Bänder in der ganzen Länge, die Falsettöne entstehen nicht, wie die Flageolettöne der Saiten durch Bildung von Schwingungsknoten, welche Schwingungen aliquoter Theile der Länge bedingen.

Der Unterschied zwischen Saiten und Zungen in dieser Beziehung besteht demnach darin, dass bei letzteren die Falsettöne durch Theilung in der Breite, bei ersteren die Flageolettöne durch Theilung in der Länge entstehen. Dieser Mueller'schen Annahme haben sich die Meisten angeschlossen; das Factum, auf welches sie sich gründet, ist leicht zu bestätigen. Indessen hat Rinne gezeigt, dass die äusseren Parthien der Stimmbänder auch bei den Falsettönen nicht vollkommen ruhen, sondern in sehr geringen, ohne Weiteres nicht sichtbaren Excursionen mitvibriren, während der freie Rand deutlich sichtbare Excursionen zeigt, bei den Brusttönen aber Rand- und Aussenparthien mit sehr starken Excursionen schwingen. Der Umstand, dass auch bei Falsettönen die äussere Stimmbandparthie nicht ganz ruht, ist darum von Wichtigkeit, weil er Rinne's Erklärung für die Nichtwirksamkeit der Ansatz- und Windrohre beim menschlichen Zungeninstrument auch für die Falsettöne anwendbar macht. Weitere durch Beobachtungen an Lebenden ermittelte Unterschiede beider Register sind die: dass erstens bei den Falsettönen die Wände der Trachea und des Brustkorbes niemals in fühlbare Mitschwingungen gerathen; zweitens bei den Falsettönen das Gefühl der Anstrengung im Kehlkopf wegfällt, welches besonders bei hohen Brusttönen einen beträchtlichen Grad erreicht; drittens, dass bei gleicher Anfüllung der Lunge mit Luft ein Brustton von bestimmter Höhe länger ausgehalten werden kann, als derselbe Ton im Falsetregister. Aus letzterer Thatsache scheint zu folgen, dass bei den Brusttönen dem Ausströmen der Luft ein grösseres Hinderniss entgegensteht, als bei den Falsettönen. Betrachtet man nun auch den von Lehfeldt und Mueller angegebenen Unterschied in der Schwingungsart der Bänder bei den verschiedenen Registern als den wesentlichen, so ist damit doch keineswegs Alles erklärt. Es fragt sich vor Allem, auf welche Weise diese Modificationen der Schwingung hervorgebracht werden, und hierüber lässt sich noch wenig sagen. Mueller machte die Beobachtung, dass man das Eintreten von Falsettönen bei höheren Spannungsgraden der Stimmbänder auf zweierlei Weise verhüten, den Umfang des Brustregisters erhöhen kann, einmal durch Verstärkung des Blasens, zweitens durch Verengerung des *aditus glottidis* auf die schon oben beschriebene Weise, im Leben durch Contraction der *musculi thyreoarytaenoidei*. Allein auch aus diesen Beobachtungen lässt sich, abgesehen von der Zweifelhaftigkeit der dem genannten Muskel zugeschriebenen Wirkung, kein genügender Anhaltepunkt für Beantwortung der aufgeworfenen Frage gewinnen. Liscovius hat sich gegen die Annahme erklärt, dass bei Falsettönen nur die freien Ränder schwingen, er hält dies für geradezu unmöglich, da die Falsettöne bei stärkeren Spannungsgraden der Bänder eintreten, in diesem Zustande aber partielle Schwingungen aus physikalischen Gründen weit weniger möglich sein sollen, als bei schlaffen Bändern; die mit der Spannung vergrösserte Elasticität soll die weitere Ausbreitung einer mitgetheilten Bewegung begünstigen. Dieser Einwand hält gegen den factisch nachgewiesenen auffallenden Unterschied der Schwingungen nicht Stich, er zeigt nur, wie nothwendig es ist, das

Moment zu finden, welches die Aenderung der Schwingungen bedingt. Ganz verfehlt ist offenbar der Versuch von Liscovius, die Entstehung beider Register als lediglich von dem Spannungsgrad der Bänder abhängig darzustellen. Nach ihm sollen die Brusttöne bei vorwärts gebogenen Giesskannenknorpeln, also erschlafften Bändern entstehen, ihre Erhöhung durch Dämpfung bewerkstelligt werden, die Falsettöne dagegen bei zurückgebogenen Giesskannen entstehen, ihre Erhöhung durch Vermehrung der Spannung zu Stande kommen. Liscovius' Theorie der Brusttöne ist falsch, die angegebene Bedingung der Erzeugung von Falsettönen unmöglich aus folgenden Gründen. Erstens kann bei gleicher unveränderter Spannung bald ein Brustton, bald ein Falsetton, letzterer selbst bei abgespannten Bändern ansprechen; zweitens schlägt ein forcirter hoher Brustton im Leben oft in einen schreienden hohen Fistelton um, offenbar nicht dadurch, dass plötzlich eine Spannung der Bänder momentan herbeigeführt wird, u. s. w. Aeltere Erklärungsversuche der Fistelstimme und auch manche neuere verdienen keine nähere Berücksichtigung, weil sie entweder evident falsch sind, oder ohne alle Basis dastehen.[4]

[1] Ein wie beträchtlicher Theil der spannenden Kräfte durch die Widerstände aufgezehrt wird, welche sich den Bewegungen der Knorpel entgegenstellen, und daher die Erreichung der von der Theorie geforderten Tonhöhe vereiteln, geht schon daraus hervor, dass der Ausfall an Tonhöhe um so grösser wird, in je ungünstigerer Weise der spannende Zug angebracht wird. Harless liess den Zug an den Giesskannenknorpeln wirken, indem er eine an ihnen befestigte Schnur nach rückwärts in gleicher Direction mit den Stimmbändern über eine Rolle gehen liess. Da diese Richtung einen Winkel mit der oben beschriebenen Beugungsebene der Giesskannen macht, erfährt der Zug in derselben nothwendig einen relativ sehr beträchtlichen Widerstand, und daher sehen wir auch bei Harless die Schwingungsmengen viel weiter hinter den für die Saiten gültigen Zahlen zurückbleiben. In einem Versuche betrug die Schwingungsmenge bei 5 Gramm Belastung 131,34, bei 25 Gramm 154,38, bei 125 etwa 192. — [2] Einige Beispiele von Mueller über den Einfluss der Windstärke. In einem Fall war der Grundton der nicht durch Gewichte gespannten Bänder bei einer Höhe der Wassersäule des Manometers von 2″ *fis*, derselbe stieg mit der Verstärkung des Blasens bis zu 12″ Manometerhöhe auf $\overline{dis}$. Waren die Bänder durch Gewichte so gespannt, dass ihr Ton bei 3″ Manometerhöhe $\overline{f}$ war, so stieg derselbe auf $\overline{\overline{cis}}$, während sich die Manometersäule auf 22″ erhob. Ein und derselbe Ton (*a*) liess sich an einem Kehlkopf durch folgende verschiedene Combinationen von Windstärke und spannenden Kräften hervorbringen, entweder 1—2 Loth spannendem Gewicht und 6″ Manometerhöhe, oder 3 Loth und 5″, oder 4 Loth und 2″. — [3] Liscovius (a. a. O. pag. 20) betrachtet nicht die Aenderung der Spannung der Bänder als das Hauptmittel der Veränderung der Tonhöhe (im Brustregister), sondern die Breite der Stimmritze in der Art, dass der Ton mit der Verkleinerung derselben bei unveränderter Spannung steigt. Die Thatsachen, aus welchen er diesen irrthümlichen Schluss ableitete, sind folgende: 1) Bei abgespannten Stimmbändern (durch Vorwärtsneigung der Giesskannen) konnte er den Ton um eine Octave erhöhen, wenn er den Ventrikelgrund mit den Zeigefingern, ohne die Stimmbänder zu berühren, nach innen drängte und dadurch die Stimmritze verengte. 2) Der Ton hob sich beträchtlich, wenn er die Anfangs auf dem Pfriemen weit auseinander gerückten Giesskannen bis zur Berührung ihrer Vocalfortsätze aneinanderschob. 3) Der Ton erhöht sich, wenn man, ohne die Bänder zu berühren, einen Finger über das vordere oder hintere Ende der Stimmritze hält. Diese richtigen Beobachtungen beweisen keineswegs, was sie beweisen sollen, dass die Form der Stimmritze das die Tonhöhe verändernde Moment sei. Es liegt auf der Hand, dass Liscovius die Aenderung der Windstärke, die mit der Verengerung der Ritze und ihres Zugangs nothwendig verbunden ist, gänzlich ausser Acht gelassen hat; die beträchtliche Erhöhung im ersten Versuch findet jedenfalls zum Theil ihre Erklärung darin, dass bei dem Vordrängen der Ventrikel

die vorderen und hinteren Theile der Stimmbänder zur Berührung gebracht, und dadurch die Länge der schwingenden Theile verkürzt wurde. Ganz unmöglich ist es, anzunehmen, dass im Leben die *musculi thyreoarytaenoidei* die Stelle der comprimirenden Finger übernehmen, und dadurch den ganzen Umfang der Brusttöne bei abgespannten Bändern hervorbringen, wie Liscovius behauptet. — [4] Nur beiläufig erwähnen wir einige jener Hypothesen über die Entstehung der verschiedenen Klangregister. Vor Mueller hat man die Quelle der Falsettöne in alle möglichen Theile verlegt, theils in die oberen Stimmbänder, theils in die Morgagni'schen Taschen, theils in den weichen Gaumen und sogar in die Nasenhöhle. Longet und Masson, welche überhaupt die Kehlkopftöne nicht als Bändertöne, sondern als Lufttöne betrachten, behaupten, dass im Brustregister die Luftsäule der Trachea und des Kehlkopfes als eine einzige schwinge, im Falsetregister dagegen in der Stimmritze sich ein Schwingungsknoten bilde, so dass jede der beiden Abtheilungen für sich schwinge. Nach Petrequin und Diday sind die Brusttöne Bändertöne, die Falsettöne dagegen Flötentöne.

§. 275.

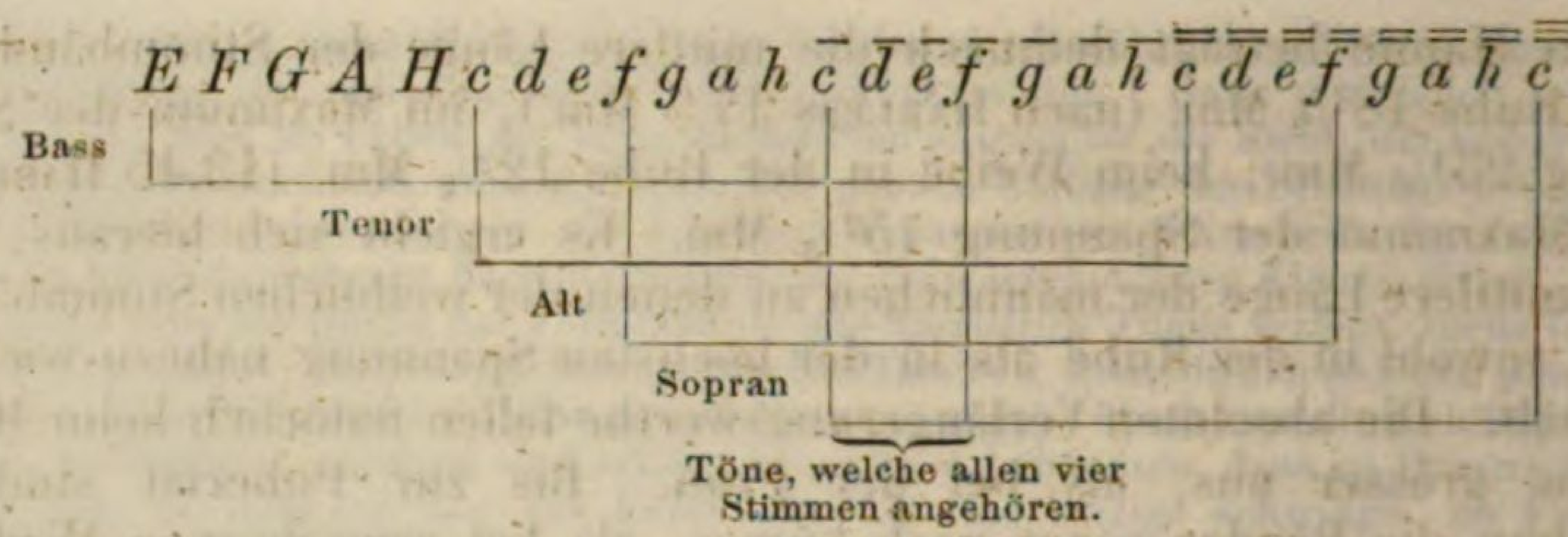
Die Tongebung im Leben. Klang und Höhe der Tonreihe, welche jeder Mensch im Leben auf seinem Zungeninstrument nach den erörterten Gesetzen hervorzubringen vermag, hängen wesentlich von Alter und Geschlecht ab. Die Tonreihe des erwachsenen Mannes liegt im Allgemeinen beträchtlich tiefer, als die des Weibes, doch so, dass die höchsten Töne des männlichen Kehlkopfes mit den tiefsten des weiblichen zusammenfallen. Die Verschiedenheit des Klanges der männlichen und weiblichen Stimme lässt sich ebensowenig näher beschreiben, als die verschiedenen Klangarten eines Messing- und eines Saiteninstrumentes. Wir wissen nur, dass dieselbe nicht auf Verschiedenheit der Tonbildung, sondern lediglich auf Differenzen der Resonanzverhältnisse, welche zum Theil zu Tage liegen, beruht. Der Klang der weiblichen Stimme nähert sich dem der männlichen Fistelstimme; die weibliche Fistelstimme unterscheidet sich von der Bruststimme bei Weitem weniger auffallend, als beim Manne. Die Stimme der Knaben gleicht an Klang und Tonlage vollkommen der weiblichen, erst in der Zeit des Pubertätseintrittes nimmt sie die Charaktere der männlichen an.

Die angegebenen Differenzen lassen sich sämmtlich auf Form- und Grösseverschiedenheiten des Stimmorgans und seiner einzelnen Theile zurückführen. Die höhere Stimmlage des weiblichen Kehlkopfes rührt lediglich von der geringeren Länge seiner Stimmbänder her. J. Mueller hat bei einer Anzahl männlicher und weiblicher Individuen die Dimensionen der Bänder (von ihrem vorderen Endpunkt bis zum Ansatz am Vocalfortsatz) genau gemessen, und zwar einmal im Maximum der Spannung, in welche sie durch Drehung des Schildknorpels versetzt werden können, und zweitens im Zustand der Ruhe, bei Abwesenheit jedes spannenden Zuges. Er erhielt folgende Resultate:

	Männer.						Weiber.			Kinder.
In der grössten Spannung .	21	21	25	26	23	23	16	15	16	14,5
In der Ruhe .	18	16		21	19		12	12	14	10,5

Beim Manne beträgt demnach die mittlere Länge der Stimmbänder in der Ruhe $18^1/_2$ Mm. (nach Harless 17,5 Mm.), im Maximum der Spannung $23^1/_6$ Mm., beim Weibe in der Ruhe $12^2/_3$ Mm. (13,45 Harless), im Maximum der Spannung $15^2/_3$ Mm. Es ergiebt sich hieraus, dass die mittlere Länge der männlichen zu denen der weiblichen Stimmbänder sich sowohl in der Ruhe als in der höchsten Spannung nahezu wie 3 : 2 verhält. Die absoluten Verlängerungswerthe fallen natürlich beim Manne etwas grösser aus, als bei der Frau. Bis zur Pubertät sind bei Knaben die Bänder sogar noch kürzer, als bei erwachsenen Weibern; mit der Ausbildung der Geschlechtsreife tritt in ihrem Stimmorgan ein mächtiges rasches Wachsthum ein, in dessen Folge die Bänder die Dimensionen der männlichen erhalten, und der unter dem Namen Mutiren der Stimme, Mauser, bekannte allmälige Uebergang der hohen Tonlage und des weiblichen Klanges in die tiefe mit männlichem Klang herbeigeführt wird. Die hohen Töne gehen schnell verloren, es treten tiefe auf, Anfangs schwach und klanglos, später kräftig und sonor, in den mittleren Tönen zeigt sich häufig ein unangenehmer Wechsel zwischen männlichem und weiblichem Klang. Die hohen männlichen Töne bilden sich zuletzt aus; im Anfang führt der Versuch, sie durch übermässige Anspannung und Windstärke zu erreichen, häufig zu dem sogenannten „Ueberschlagen“ in grelle hohe Fisteltöne. Tritt jene allgemeine Umgestaltung des Organismus, welche mit der beginnenden Geschlechtsthätigkeit der männlichen Keimdrüsen verbunden ist, nicht ein, werden in den Knabenjahren die Hoden wegen Krankheit oder einem religiösen Missbrauch zufolge exstirpirt, so bleibt mit jener allgemeinen Körperumwandlung, die den männlichen Typus herstellt, auch das Wachsthum des Kehlkopfs und seiner Bänder aus. Der Kehlkopf und seine Bänder behalten bei Castraten zeitlebens die kindlichen Dimensionen, und damit die Stimme auch weibliche Tonlage und weiblichen Klang. Welcher Zusammenhang zwischen der Thätigkeit der Keimdrüsen und der Ernährung des scheinbar für das Geschlechtsleben gänzlich indifferenten Stimmorgans stattfinden möge, ist zur Zeit noch ein vollständig dunkles Räthsel.

Der Umfang der menschlichen Stimme beträgt etwa zwei Octaven oder wenig mehr, nur in Ausnahmsfällen bis zu drei Octaven. Die Lage dieser Tonreihe, die absolute Höhe der von ihr umfassten Töne, hängt nicht allein, wie oben erörtert, von Alter und Geschlecht ab, sondern schwankt auch bei verschiedenen Individuen desselben Geschlechts in ziemlich weitem Umfange. Man bezeichnet bei Weibern die höchste Stimmlage bekanntlich als Sopran, eine mittlere als Mezzosopran, eine tiefe als Alt, bei Männern die höchste als Tenor, die mittlere als Bariton, die tiefe als Bass. Die mittlere Tonreihe, welche jeder dieser einzelnen Stimmarten zukommt, und das Verhältniss derselben zu einander leuchtet am besten aus folgender Tabelle ein:



Die angegebenen Lagen sind nur mittlere; es kommen nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten in zweierlei Sinn vor; einmal solche, die nur in einer Verschiebung der Tonreihe bestehen, zweitens aber auch Erweiterungen der letzteren nach der einen oder anderen oder beiden Seiten hin. Im Sopran ist z. B. ausnahmsweise $\overset{=}{f}$ und selbst $\overset{=}{a}$, im Bass $\underline{A}$ und $\underline{F}$ erreicht worden. Beim gewöhnlichen Sprechen pflegen wir uns nur der mittleren, mit der geringsten Anstrengung erreichbaren Töne unserer Stimmlage zu bedienen, und die Tonhöhe wenig zu variiren.

Die wesentlichste Anwendung der Töne unseres Stimmorgans besteht in ihrer Verknüpfung mit Lauten zur Sprache, von der wir alsbald ausführlich handeln werden. Zuvor haben wir noch einige allgemeine, den Gebrauch der Stimme, besonders den musikalischen Gebrauch derselben, betreffende Thatsachen und Regeln kurz zu besprechen. Die einfachste Art der Tongebung bildet das Schreien und Heulen, bei welchem entweder kurz abgebrochene Töne von zufälliger, nicht beabsichtigter Höhe hervorgebracht werden, oder ein meist hoher Ton lang ausgehalten, seine Höhe aber vollständig den veränderlichen auf sie wirkenden Einflüssen, vor Allem der mit der Dauer der Exspiration abnehmenden Windstärke, überlassen wird, so dass sie nicht in bestimmten musikalischen Intervallen, sondern successive durch alle Zwischenstufen hindurch sinkt, oder bei Verstärkung des Windes steigt. An dem Sinken ist neben der Abnahme des Windes meist auch die mit der Dauer der Anstrengung durch Ermüdung der Muskeln abnehmende Spannung der Bänder Schuld.

Bei dem Gesang werden nur Töne von bestimmter beabsichtigter Höhe, Stärke und Register hervorgebracht, die Veränderung der Tonhöhe erfolgt in den musikalischen Intervallen nach den Regeln der Harmonielehre in bestimmtem Rhythmus. Es ist wunderbar, welche Fertigkeit und Sicherheit in diesem Gebrauch des Stimmorgans durch Uebung erworben werden kann, welche Fertigkeit im schnellen Wechsel der Tonhöhe um jedes bestimmte Intervall, welche Sicherheit im Treffen des beabsichtigten Tones in vollkommener Reinheit. Die Art und Weise, auf welche diese Vollkommenheit mehr weniger erreicht wird, ist dieselbe, wie sie beim Gebrauch anderer Bewegungsmechanismen schon öfters erörtert wurde. Wenn wir einen beliebigen Ton singen, werden wir uns nicht der Mittel, durch die wir ihn hervorbringen, und ihrer Gebrauchsweise bewusst; kein Laie kann direct wahrnehmen, dass er

seine Kehlkopfbänder in Schwingungen versetzt durch Anstrengung der Exspirationsmuskeln, dass er am Kehlkopf Muskeln besitzt, deren von ihm durch einen Anstoss des Willens hervorgerufener Contractionsgrad die Höhe des Tones bestimmt; es kann demnach auch nicht die Kenntniss des Mechanismus selbst seine Lehrerin im Gebrauch desselben sein. Wohl aber verbindet sich mit jeder Anstrengung der bei der Tongebung thätigen Muskeln ein Anstrengungsgefühl, ein Muskelgefühl von bestimmter Qualität und Intensität, und diese der Erinnerung eingeprägten Empfindungen in Verbindung mit den zu jeder von ihnen gehörigen Vorstellungen von der Art des Effectes, der Höhe und Stärke des Tones, sind es, an deren Hand wir singen lernen, genau ebenso, wie wir mit Hülfe der Muskelgefühle des Armes, der Hand und der Finger Gewichte, Entfernungen, Grössen erkennen lernen. Diese Erlernung wird complicirt und erschwert, weil es sich beim Gebrauch des Stimmorganes um die Benutzung zweier Arten sich compensirender Muskelgefühle handelt, des von der Thätigkeit der Stimmbandspanner herrührenden und des von der Anstrengung der Exspirationsmuskeln erzeugten. Da wir einen Ton von bestimmter Höhe entweder bei schwächerer Stimmbandspannung und grösserer Windstärke, oder umgekehrt bei stärkerer Spannung und geringerer Windstärke hervorbringen können, so kommt es darauf an, für jede Tonhöhe sich gewissermaassen eine Scala verschiedener Combinationen der zwei Anstrengungsgefühle einzuprägen. Da wir ferner einen Ton von bestimmter Höhe mit sehr verschiedener Intensität zum Anspruch bringen können, ein Gleichbleiben seiner Höhe bei seiner Verstärkung durch Vermehrung der Windstärke aber nur dann möglich ist, wenn eine compensirende Abspannung der Bänder in dem Maasse, als die Zunahme des Windes den Ton zu erhöhen strebt, stattfindet, so wird es erklärlich, dass das Crescendo und Decrescendo, das Anschwellen und Abschwellen eines in unveränderter Höhe auszuhaltenden Tones eine Aufgabe ist, deren Lösung eine lange Uebung im Abwägen der compensirenden Muskelactionen nach dem Muskelgefühl erfordert.[1] In der That finden wir daher selbst bei geübten Sängern sehr häufig mit der Verstärkung der Töne ein mehr weniger merkliches Detoniren verbunden. Häufiger noch tritt dasselbe auf in Folge der Ermüdung der beim Singen thätigen Muskeln, welche sie unfähig macht, die beabsichtigten Contractionsgrade mit gleicher Leichtigkeit zu erreichen, wie im unermüdeten Zustande. Es bedarf kaum der Erörterung, dass die Erlernung des reinen Treffens und Aushaltens der Töne in allen möglichen Intensitätsgraden als weitere unerlässliche Bedingung einen durch Uebung ausserordentlich verfeinerten Gehörssinn voraussetzt. Es ist unbedingt nothwendig, dass wir zwei Tonempfindungen noch sicher als verschieden erkennen, wenn die zugehörigen Schwingungsmengen auch nur um einen kleinen Bruchtheil differiren. Erscheinen uns solche Töne als gleich, so fehlt uns natürlich der Maassstab, nach welchem wir genau abschätzen können, ob der mit einer bestimmten Combination von Muskelgefühlen verbundene Effect dem beabsichtigten vollkommen entspricht oder nicht, und eine den strengsten Anforderungen der Musik entsprechende Beherr-

schung unseres Stimmmechanismus wird überhaupt unmöglich. Die Schuld des Detonirens liegt wahrscheinlich ungleich häufiger an mangelnder Feinheit des Gehörssinnes, als an durch Uebung unüberwindlicher Ungeschicklichkeit in der Benutzung der Muskelgefühle.

Von einem Versuch, alle die mannigfachen, theils rein empirischen, theils theoretisch begründeten Regeln der Gesangslehre auf physiologische Sätze zurückzuführen, müssen wir hier abstehen. Wir schliessen mit J. Mueller die Lehre von der Stimme mit der Bemerkung, dass das menschliche Stimmorgan in jeder Beziehung das bei Weitem vollkommenste musikalische Instrument ist.[2]

[1] J. Mueller hat am ausgeschnittenen Kehlkopf Versuche über die nothwendigen Veränderungen, welche Windstärke und Spannung bei der Verstärkung eines Tones vom Piano zum Forte ohne Veränderung der Höhe erfahren müssen, angestellt. Die Veränderungen beider Momente müssen natürlich entgegengesetzt sein, die Erhöhung der Windstärke durch Abnahme der Spannung compensirt werden. Beide verhielten sich bei dem Ton *h* wie folgt:

	Luftdruck in Centimetern	Spannungsgewichte in Lothen
piano	9	$2\frac{1}{4}$
	11	$1\frac{1}{4}$
	13	$\frac{3}{4}$
	15	$\frac{1}{2}$
forte	17	$\frac{1}{4}$.

— [2] Anhangsweise nur wenige Bemerkungen über gewisse Töne, welche nicht durch Schwingungen der Stimmbänder des Kehlkopfes, sondern am Ausgang des Ansatzrohres erzeugt werden, von den sogenannten Mundtönen des Menschen. Bei dem Schnarchen ist es das Gaumensegel, welches durch den Luftstrom in tönende Schwingungen versetzt wird. An dem vorderen Ausgang der Mundhöhle, der Lippenöffnung, können auf zweierlei Weise Töne hervorgebracht werden, erstens Zungentöne, von trompetenartigem Klang und zweitens die Pfeiftöne. Erstere entstehen, indem durch Muskelwirkung den aneinanderliegenden Lippenrändern ein gewisser Grad von Spannung gegeben wird, so dass der Luftstrom, indem er sich mit Gewalt eine enge Ausgangsspalte zwischen ihnen bahnt, sie, wie die gespannten Zungen des Kehlkopfes, in tönende Schwingungen versetzt. Die Höhe der Töne hängt auch hier theils von dem Grade der Tension, welche die Lippen erhalten, theils von der Gewalt des Luftstromes ab, wie Jeder an sich leicht bestätigen kann, drittens aber auch, wie Mueller ermittelt hat, von der Länge eines vor den Lippen angebrachten Ansatzrohres. In gleicher Weise können auch die Ränder der Afteröffnung beim Durchbruch der Darmgase in tönende Schwingungen gerathen. Auf wesentlich verschiedene Art entstehen die klangreichen Töne des Pfeifens, deren Höhe bekanntlich in weitem Umfange variirt werden kann, und zwar von manchen Personen mit so grosser oder grösserer Schnelligkeit und Sicherheit, als beim Zungenwerk des Kehlkopfs. Die Pfeiftöne sind Lufttöne, bei welchen also Schwingungen der Luft, nicht der Lippen als Zungen, das primär Tönende sind, wie schon daraus hervorgeht, dass die Töne in gleicher Weise zu Stande kommen, wenn man in die Lippenöffnung eine in der Mitte durchbohrte Korkscheibe einfügt. Als Ursache der Tonentstehung betrachtet man die Reibung der Luft an den Wänden der engen Lippenöffnung (Cagniard la Tour, Magendie, *Journ. de physiol.* Tom. X.); wodurch diese Reibung periodisch unterbrochen wird, was für die Tonbildung *conditio sine qua non* ist, hat man noch nicht sicher nachweisen können, indessen liegt die Vermuthung, dass die Erklärung aus der Elasticität der Lippenwände in ähnlicher Weise zu deduciren sei, wie Weber bei Zungenpfeifen die Unterbrechung des Luftstromes aus der Elasticität der Zungen erklärt, ziemlich nahe. Die Mundhöhle spielt bei dem Mundpfeifen die Rolle einer Labialpfeife, und verhält sich zu der Lippenöffnung als Mundstück, wie das Windrohr bei Zungenpfeifen. Die Schwingungen der von der Mundhöhle begränzten Luftsäulen wirken bestimmend auf die durch Reibung in der Lippenöffnung erzeugten Luftschwingungen, während umgedreht letztere die stehenden Schwingungen

in der Mundhöhle erst hervorrufen. Mit dieser Theorie in Einklang stehen die empirisch ermittelten Gesetze der Höhenveränderung der Pfeiftöne. Bei gleicher Lippenöffnung und unveränderten Dimensionen der Mundhöhle erhöht die Verstärkung des Blasens den Ton. Bei gleicher Windstärke wird der Ton erhöht erstens durch Verengerung der Lippenöffnung, zweitens durch Lageveränderungen der Zunge, welche die Dimensionen der Mundhöhle verkleinern. Bekanntlich lassen sich auch beim Einziehen der Luft durch die verengte Lippenöffnung Pfeiftöne hervorbringen; dieselben entstehen auf dieselbe Weise, wie die durch Ausstossen der Luft erzeugten; die Mundhöhle vertritt dann die Stelle eines Ansatzrohres.

VON DER SPRACHE.

§. 276.

Die Sprache[1] besteht aus einer nach bestimmten Regeln erfolgenden Verbindung der im Kehlkopf erzeugten Töne mit Lauten oder Geräuschen, welche an verschiedenen Stellen des Ansatzrohres beim Durchgang der Luft hervorgebracht werden. Bestimmte Combinationen solcher Art, oder bestimmte Reihen derselben bilden die Wörter. Die Verbindung der Laute mit Kehlkopftönen bildet die laute Sprache, deren wir uns gewöhnlich bedienen, sämmtliche Laute können aber auch ohne gleichzeitige Tonbildung hervorgebracht und zu Wörtern verbunden ausgesprochen werden, und bilden so die heimliche, leise oder Flüstersprache (*vox clandestina*). Einzelne Laute können überhaupt nie mit Kehlkopftönen verbunden werden, bleiben auch bei der lauten Sprache stumm, andere sind nur schwer mit der Stimme zu verbinden. Geht durch Krankheiten des Kehlkopfs die Stimme verloren, so bleibt die Sprache erhalten, aber natürlich nur als leise Sprache. Die als Laute bezeichneten Geräusche, welche der Exspirationsstrom (oder auch der Inspirationsstrom) im Ansatzrohr unseres Stimmorgans erzeugen kann, sind sehr mannigfacher Art, nicht alle möglichen Geräusche werden in der Sprache verwendet, die verschiedenen Sprachen haben einen Theil der Laute gemeinsam, andere eigenthümlich. Die Untersuchung der Lautbildung muss eine doppelte sein, erstens eine physiologisch-mechanische, welche die verschiedenen Formen und Bewegungen der einzelnen Theile des Ansatzrohres bei den verschiedenen Lauten zu eruiren hat, zweitens eine rein physikalische, welche die akustischen Vorgänge bei denselben, die Natur der Geräusche zu erforschen hat. Der erste Theil der Aufgabe darf als genügend gelöst bezeichnet werden, der zweite hat kaum Anfänge einer Lösung aufzuweisen. Die folgende Darstellung beschränkt sich daher fast ausschliesslich auf die Erörterung der physiologisch-mechanischen Bedingungen und Vorgänge bei der Lautbildung. Wir betrachten zunächst die Laute als selbstständige, von der Stimme unabhängige Geräusche.

Es handelt sich zunächst darum, ein passendes Eintheilungsprincip für die mannigfachen Geräusche zu suchen; dies ist nicht so leicht, als auf den ersten Blick scheint, die meisten bisher zur systematischen Ordnung der Laute benutzten Unterscheidungsmomente sind entweder fälsch-

lich als solche aufgefasst, oder nicht wesentlich, oder haben nur für einen Theil der Laute Geltung. Selbst die herkömmliche Eintheilung in Vocale und Consonanten ist neuerdings aller ihrer Grundlagen beraubt worden; es giebt wahrscheinlich keine einzige den sogenannten Vocalgeräuschen gemeinsame Eigenschaft, welche sie wesentlich von sämmtlichen Consonanten unterschiede, und daher ihre Gegenüberstellung als besondere Klasse rechtfertigte. In früherer Zeit nahm man an, dass die Vocale nicht ohne Stimme angegeben werden könnten, ja dass sie eigentlich Stimmbändertöne nur mit gewissen durch Formverhältnisse des Ansatzrohres erzeugten Klangmodificationen wären, dass es demnach keine stummen Vocale gäbe, während alle Consonanten stumm ausgesprochen werden könnten. Dies ist sicher falsch. Wir können zwar, sobald wir durch den Mund exspiriren, keinen Stimmbandton angeben, ohne dass er den Klang eines Vocales annimmt, d. h. mit einem Vocal sich verbindet; durchaus aber nicht umgekehrt keinen Vocal angeben, ohne dass sich Stimmbandtöne damit vereinigten. Die Vocale sind, wie die Consonanten, im Ansatzrohr des Stimmorgans erzeugte Geräusche. J. Mueller hat zwischen beiden Ansichten eine gewissermaassen vermittelnde aufgestellt, indem er behauptet, dass die Vocale zwar stumm, ohne Stimmbändertöne angegeben werden können, aber doch in der Stimmritze durch das Vorbeiströmen der Luft an den nicht tönenden Bändern erzeugt werden, während alle Consonantengeräusche ausschliesslich im Ansatzrohr entstehen; allein einige neuerdings von Bruecke und Bruch beobachtete Umstände, von denen sogleich die Rede sein wird, machen auch Mueller's Unterscheidungsmerkmal für die Vocale unwahrscheinlich. Wenn demnach vom physiologischen Standpunkt die Eintheilung der Geräusche in Vocale und Consonanten keine Berechtigung hat, so müssen wir uns nach einer anderen umsehen. Man kann, wie schon angedeutet, solche, welche mit Stimme verbunden werden können, von solchen, welche stets, auch bei der lauten Sprache stumm bleiben, unterscheiden, allein dies kann nicht als ein wesentliches, den Geräuschen an sich angehöriges Unterscheidungsmerkmal aufgefasst werden. Man hat ferner die Laute in solche, welche nur während eines Momentes durch eine plötzliche Stellungsveränderung der beweglichen Theile des Ansatzrohres hervorgebracht werden können, d. h. Geräusche, die beim Durchbruch des Exspirationsstromes durch einen plötzlich sich eröffnenden Ausweg entstehen, und in solche eingetheilt, welche beliebig mit der Dauer der Ausathmung verlängert, ausgehalten werden können, d. h. Geräusche, die während des Durchströmens der Luft durch einen Kanal von bestimmter Form entstehen. Gegen diese Eintheilung lässt sich nichts einwenden, es ist ihr ein richtiges und wesentliches Unterscheidungsmoment zu Grunde gelegt. Endlich hätten wir noch diejenigen Systeme zu erwähnen, in welchen die Laute nach den hauptsächlich bei ihrer Entstehung betheiligten Organen eingetheilt sind, in Lippen-, Zungen-, Gaumen-, Kehl-, Zahn- und Nasenlaute. Auch dieses Eintheilungsprincip hat indessen seine misslichen Seiten, es giebt Laute, bei welchen es schwer ist, ein Organ zu bezeichnen, welches als das

wichtigste der gleichzeitig activen Werkzeuge betrachtet werden darf, wie z. B. bei den sogenannten Vocalen. Es stimmen daher auch die verschiedenen Ordnungsversuche nach diesem Princip nicht völlig untereinander überein; ja man ist schon darüber nicht einig, wie viel Klassen zu bilden, welche Organe also als überhaupt wesentlich die Natur der Geräusche bestimmende angesehen werden dürfen. Die Einen unterscheiden nur Gaumen-, Zungen- und Lippenlaute, die Anderen alle oben genannten Klassen. Bruch hat die Widersprüche, welche die Eintheilung nach Organen mit sich bringt, auf folgende Weise zu beseitigen gesucht. Ausgehend von dem richtigen Vordersatz, dass alle Geräusche vom Durchgang der Luft durch verschieden gestaltete Oeffnungen oder Kanäle der Luftwege herrühren, dass es also weniger auf die active Thätigkeit einzelner Sprachorgane, als auf die dadurch herbeigeführte gegenseitige Stellung derselben ankommt (was freilich nicht ganz auf die Durchbruchslaute passt), sucht er zu beweisen, dass im Ansatzrohr drei Stellen vorhanden sind, an welchen Verschluss oder beträchtliche Formveränderungen durch active Theile möglich sind. Er unterscheidet demnach drei Thore; das erste liegt im Rachen, zwischen Zungenwurzel und weichem Gaumen, von den Gaumenbogen begränzt; dieses Thor kann durch die Muskeln des weichen Gaumens und der Zungenwurzel erweitert, verengt und in doppelter Art geschlossen werden, erstens durch senkrechte Stellung des weichen Gaumens, so dass dem Luftstrom der Eintritt in die Mundhöhle verschlossen wird; zweitens durch horizontale Lagerung des Gaumensegels, so dass der Luft der Eintritt in die Nasenhöhle versperrt wird. Das zweite Thor wird durch die Mundhöhle bis zu den Zähnen gebildet, es stellt einen spaltförmigen Kanal dar, welcher durch die Bewegungen der Zunge in mannigfacher Weise umgeformt, an verschiedenen Stellen verengt, erweitert und geschlossen werden kann. Das dritte Thor bildet die Mundöffnung, welche je nach der Stellung der Lippen, bald eine Querspalte, bald eine weite oder enge, runde, oder trichterförmige Oeffnung darstellen, bald gänzlich geschlossen werden kann. Es hat diese Eintheilung jedenfalls viel für sich, sie ist die einfachste physiologische. Wir wenden uns zur speciellen Betrachtung der einzelnen Laute und ihrer Entstehungsweise, und beginnen nach herkömmlicher Weise mit den sogenannten Vocalen, obwohl wir sie nicht als eine wesentlich verschiedene Klasse auffassen.

Die primäre Quelle der sogenannten Vocalgeräusche *a, e, i, o, u* ist, wie bereits erwähnt, streitig; Mueller betrachtet das Vorbeiströmen der Luft an den nicht tönenden Stimmbändern als die allen gemeinschaftliche Ursache, nach neueren Auffassungen entsteht das Geräusch bei allen oberhalb des Kehlkopfes an verschiedenen Stellen des Ansatzrohres. Nach Mueller geschieht die Umformung jenes gemeinsamen Grundgeräusches zu den verschiedenen Vocalen lediglich durch Erweiterung und Verengerung des Mundkanals und der äusseren Mundöffnung in verschiedenen Verhältnissen. Unseres Erachtens entstehen die Geräusche sämmtlich primär an eben den Stellen, an welchen das Ansatzrohr eine Verengerung erleidet; diese Stelle liegt am weitesten nach hinten bei *a*,

weiter vorn bei *e*, *o*, *i* in der Reihenfolge, wie sie genannt sind, am weitesten nach vorn bei *u*. KEMPELEN hat die verschiedenen Weiten des Mundkanales einerseits und der äusseren Mundöffnung andererseits bei den verschiedenen Vocalen in Zahlenwerthen auszudrücken gesucht und in folgender Tabelle zusammengestellt:

Vocal	Weite des Mundkanals	Weite der Mundöffnung
a	3 Grad	5 Grad.
e	2 „	5 „
i	1 „	3 „
o	4 „	2 „
u	5 „	1 „

Mit diesen allgemeinen Schätzungen sind indessen die Bedingungen der Vocalgeräusche keineswegs erschöpfend bezeichnet. Abgesehen davon, dass diese Zahlen weder die Form des Kanals und der äusseren Oeffnung, welche ganz wesentlichen Einfluss hat, ausdrücken, noch, so weit sie den Kanal betreffen, die Stelle, an welcher eine Verengerung Statt hat, angeben, lässt sich nachweisen, dass erstens die verschiedene Weite der Mundöffnung durchaus nicht wesentliche Bedingung der verschiedenen Vocale ist, da man alle bei geschlossenen Zähnen und gleichförmig enger Lippenspalte mit ihrem charakteristischen Klang hervorbringen kann, dass zweitens bei einzelnen noch besondere zur Weite des Kanals nicht in directer Beziehung stehende Muskelactionen erforderlich sind.

Das *a* ist offenbar der unter den einfachsten Bedingungen ansprechende Vocal; er spricht gewissermaassen von selbst an, wenn wir mit offnem Munde einen Kehlkopfton hervorbringen. Während die Weite der Mundöffnung, wie erwähnt, für diesen Vocal ziemlich gleichgültig ist, nur ein gänzlicher Verschluss derselben ihn verstummen macht, ist dagegen die Form der Mundöffnung und die Weite des Mundkanals in der Nähe des Rachenthores von wesentlichem Einfluss. Das *a* geht in *o* über, sowie man der Mundöffnung eine trichterförmige Gestalt giebt, es geht in *e* oder in *ch* über, wenn wir die Zungenwurzel dem harten Gaumen nähern. BRUECKE und BRUCH haben darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Ansprache des *a* der Kehlkopf eine Stellungsveränderung erleidet; legt man die Fingerspitzen in den Raum zwischen Kehlkopf und Zungenbein, so fühlt man, dass ersterer gegen letzteres gehoben wird. Die akustische Bedeutung dieser Bewegung ist nicht klar, es ist dieselbe aber offenbar nicht blos für die Bildung des *a* bestimmt, da sie in gleicher Weise auch bei Ansprache der übrigen Vocale und gewissen Consonanten eintritt, bei *i* sogar in weit beträchtlicherem Grade als bei *a*. Keineswegs darf diese Bewegung als ein Beweis für die MUELLER'sche Ansicht, dass die Vocale im Kehlkopf primär gebildet werden, angesehen werden. BRUCH weist ferner darauf hin, dass bei der Ansprache des *a*, wie der übrigen Vocale, und der Consonanten *l*, *m*, *n*, *ng* und *r* noch eine zweite Bewegung im Kehlkopf stattfinde, und

zwar ein der Ansprache vorausgehender Verschluss der Stimmritze, so dass das *a* im Moment der Oeffnung gewissermaassen mit einem Stosse und selbst mit einer Art explosiven Geräusches anspricht. Dieser Umstand scheint viel eher eine Stütze für die MUELLER'sche Ansicht zu sein, allein erstens müssten wir dann auch die Entstehung der genannten Consonantengeräusche in die Stimmritze verlegen, was entschieden nicht thunlich ist; zweitens zeigt sich bei genauerer Betrachtung, dass auch dieser Umstand nichts Anderes beweisen kann, als dass der Laut erst anspricht, wenn die Stimmritze geöffnet wird, was selbstverständlich auch dann der Fall ist, wenn er am Ausgang des Mundkanals oder sonst wo gebildet würde. BRUCH verlegt die Bildungsstätte des *a* in den Raum zwischen Stimmritze und Zungenwurzel, freilich ohne directen Beweis und ohne akustische Interpretation. Für die Erzeugung von *e* scheint die Zunge allein die wesentlichen Bedingungen herzustellen. Während auch für diesen Laut die Weite der Mundöffnung von untergeordneter Bedeutung ist, indem seine Ansprache, wie die des *a*, auch bei spaltförmiger Lippenöffnung und geschlossenen Zähnen möglich ist, hängt seine Entstehung von der Weite und Form des Mundkanals ab. Die Zunge legt sich mit ihren Rändern an die beiderseitigen oberen Backzähne, mit ihrer Spitze an die Basis der unteren Schneidezähne an, ihr Rücken ist im hinteren Theil mässig ausgehöhlt; beim Durchströmen der Luft durch den zwischen Zungenrücken und hartem Gaumen niedrigen nach vorn zu sich erweiternden Kanal entsteht das Geräusch *e*. Die Verengerung des Kanals ist am beträchtlichsten bei dem reinen *e*, wie in: Edel. Eine sehr geringe Veränderung in der Form und Lage der Zunge führt das *e* in *i* über; die Veränderung besteht nur in einer geringen Hebung des Rückens der Zungenspitze gegen den harten Gaumen, also in einer Vergrösserung und Verlegung der Mundkanalverengerung nach vorn; die eigentliche Spitze kann dabei unverändert an der Basis der unteren Schneidezähne liegen bleiben. Die Vocale *o* und *u* werden an der Lippenöffnung gebildet, und finden in der Form derselben ihre hauptsächlichen Bedingungen; das *o* entsteht beim Durchgang der Luft durch die rundgemachte Mundöffnung, während zur Bildung des *u* die Lippen vorgeschoben werden müssen, so dass sie einen trichterförmigen Raum begränzen. Beide Vocale können indessen noch auf andere Weise an einer anderen Stelle ohne Betheiligung der äusseren Mundöffnung gebildet werden, und zwar nach BRUCH im Racheneingang, indem die Zunge zurückgezogen, die Zungenwurzel gegen den harten Gaumen gewölbt ist, während ihre Spitze dem Boden der Mundhöhle anliegt, Zungenbein und Kehlkopf gemeinschaftlich etwas tiefer herabsteigen. Die genannten Veränderungen sind bei *u* stärker als bei *o*. In der Sprache werden beide Bildungsarten dieser Vocale promiscue gebraucht, bald die eine, bald die andere, je nach der Beschaffenheit und Bildungsstätte der Nachbarlaute. In Verbindung mit Lippenlauten, wie *b*, bedienen wir uns des Lippen-*o* und *u*, in Verbindung mit Rachenlauten, wie *k*, des Rachen-*o* und *u*, wie sich Jeder beim vergleichsweisen Aussprechen von „Busen" und „Kugel" überzeugen kann.

Ausser den genannten reinen Vocalen ist nun eine unendliche Anzahl von sogenannten Umlauten, Uebergangslauten der einen in die anderen möglich, eine grosse Zahl derselben in den verschiedenen Sprachen in Anwendung. Theils sind diese Laute in der Schrift durch Vereinigung derjenigen zwei Vocalzeichen, zwischen welchen ein Umlaut den Uebergang bildet, ausgedrückt, theils finden wir aber auch durch ein und dasselbe Vocalzeichen eine grössere oder kleinere Reihe sehr verschiedener Modificationen des Grundlautes bezeichnet. Wir erinnern an die mannigfachen Umlaute der französischen und englischen Sprache, z. B. den verschiedenen Klang des *e* im Französischen, die Umlaute des *a* im Englischen. Zu den Umlauten zählen auch die sogenannten Nasenvocale. Dieselben entstehen nicht etwa dadurch, dass der Luftstrom statt durch die Mundhöhle durch die Nasenhöhle getrieben wird, da ohne den Durchgang der Luft durch erstere die Bildung von Vocalen überhaupt unmöglich ist, mögen wir nun mit Mueller die Stimmritze oder die Verengerungsstelle im Ansatzrohr als die primären Bildungsstätten der Geräusche betrachten. Die Ursache des sogenannten Nasenklanges liegt lediglich darin, dass in Folge einer Erhebung des Kehlkopfs, und einer durch Stellungsänderung der weichen Gaumengebilde bedingten Verengerung des Zuganges zur Mundhöhle und Erweiterung des Zuganges zur Nasenhöhle, ein Theil des Luftstromes in letztere eintreten, und die Luft derselben in stehende Schwingungen versetzen kann. Diese Resonanz der Nasenluft ist es, welche den sogenannten Nasenklang bedingt, nicht aber ein beim Durchgang der Luft durch die Nase erzeugtes Geräusch, wie am besten aus dem Umstand erhellt, dass der Nasentimbre am intensivsten hervortritt, wenn die Nase verstopft ist, oder wir durch Zuhalten der Nasenlöcher der Luft den Austritt aus der Nase wehren.

Die sogenannten Diphthonge oder Doppellaute sind, wie schon ihr Name und ihre Schreibweise andeutet, keine einfachen Laute, sondern Verbindungen zweier rasch nacheinander hervorgebrachter Vocale, von denen der erste in der Regel nur kurz angegeben, momentan in den zweiten, ausgehaltenen, umgeformt wird.

Wir gehen zur Betrachtung der sogenannten Consonanten über. Zu denselben wird in der Regel auch das *h* gerechnet; es ist indessen unseres Erachtens unzweifelhaft, dass die mit *h* bezeichnete Erscheinung durchaus kein besonderer Laut ist. J. Mueller betrachtet das *h* als einfaches Athmungsgeräusch, als „den einfachsten Ausdruck der Resonanz der Mundwände beim Ausathmen der Luft", Ludwig als eine Art von Vocal, der sich von den gewöhnlichen Vocalen nur dadurch unterscheide, dass „der Luftstoss plötzlicher und rascher durch die zum Vocal gestellten Mundtheile hindurchfährt". Bruch endlich sieht in dem *h* mit Kempelen nur einen ausgestossenen Athem, einen stimmlosen Hauch, welcher durch eine plötzliche und rasche Contraction der Bauchmuskeln, insbesondere des *rectus abdominis*, erzeugt werden soll. Letztere Ansicht kommt der Wahrheit am nächsten. Mir scheint das *h* nichts als eine besondere Art des Anfanges eines Vocales, ein durch einen Exspirationsstoss bewirkter Anspruch desselben zu sein. Ein *h* ohne nachfolgenden

Vocal als selbstständigen Laut und noch dazu als continuirlichen, wie ihn MUELLER bezeichnet, kann es nicht geben, man müsste denn das Geräusch, welches ein solcher Exspirationsstoss bei verschlossenem Mund beim Ausströmen der Luft durch die Nase erzeugt, so bezeichnen wollen. Geschieht die Exspiration durch die Mundhöhle, so erzeugt nothwendig der mit dem Stoss begonnene Exspirationsstrom einen der Stellung der Mundtheile entsprechenden Vocal, und zwar bei der gewöhnlichen ungezwungenen Lage der Mundtheile den Vocal *a*. Es können freilich auch eine Anzahl von Consonanten mit einem Exspirationsstoss angefangen werden, alle ausser denen, welche auf einem plötzlichen Durchbruch der Luft durch einen vorher geschlossenen Ausweg beruhen. Allein es scheint mir z. B. bei *hm* oder *hr* immer ein wenn auch noch so kurzes Vocalgeräusch zwischen den Stoss und das Schlussgeräusch sich einzuschalten.

Alle übrigen wahren Consonantengeräusche entstehen dadurch, dass der Exspirationsstrom an irgend einer Stelle des Mundkanales, sei es am Lippenthor, oder innerhalb des Mundkanales selbst, oder am Rachenthor eine Verengerung oder eine gänzliche Verschliessung vorfindet. Die Eintheilung geschieht am besten nach der Stelle der Verengerung oder des Verschlusses in Lippen-, Zungen- und Rachenlaute.

1) Lippenlaute. Hierher gehören drei Gruppen: *a*) solche Geräusche, welche bei verschlossener Lippe angegeben werden: *m*; *b*) solche, welche beim Durchbruch der Luft durch die vorher geschlossene Lippenöffnung, oder beim plötzlichen Abbruch des Luftstromes durch raschen Verschluss der Lippenöffnung entstehen: *b*, *p*; und *c*) solche, welche beim Durchströmen der Luft durch die besonders geformte und verengte Ausgangsöffnung des Mundkanales erzeugt werden: *f*, *v*, *w*. Das *m* entsteht, wenn die Exspirationsluft durch die Nase ausströmt, dabei aber durch den offenen Racheneingang die Luft des Mundkanales, welcher vorn durch die Lippen gänzlich verschlossen ist, in Schwingungen versetzt. Das Geräusch erhält seinen charakteristischen Klang nicht innerhalb der Nasenhöhle, sondern durch die Resonanz der ganzen Mundhöhle. Drängt der Exspirationsstrom mit einer gewissen Kraft gegen die geschlossenen Lippen, so entsteht im Moment, wo dieselben auseinanderweichen, beim Durchbruch der Luft das Geräusch *b*, oder *p*, wenn die Oeffnung plötzlicher und der Druck der andrängenden Luft gewaltiger. Die Lippen dürfen bei der Oeffnung keine solche Spannung haben, dass der durchbrechende Strom sie in Schwingungen versetzt, und dann statt des Geräusches *b* oder *p* den schon oben besprochenen Zungenton erzeugt. Zweitens aber können beide Laute auch durch das entgegengesetzte Mittel hervorgebracht werden, durch den plötzlichen Abbruch eines Luftstromes mittelst einer raschen Verschliessung der Luftöffnung. Dieses Mittel wenden wir an, wenn der Laut *b* oder *p* sich unmittelbar an einen Vocal anschliessen soll, wie in *ab*; folgt auf das *b* wieder ein Vocal, oder irgend ein Consonant, bei welchem die Luft durch die Lippenöffnung strömen muss, so vereinigen sich gewissermaassen beide Erzeugungsmethoden (die „eruptive und prohibitive“

nach BRUECKE), Schliessung und Oeffnung der Lippen. Dass aber die Schliessung allein ausreicht, das charakteristische Geräusch *b* hervorzubringen, geht aus der Thatsache hervor, dass wir an *ab* einen Consonanten unmittelbar anreihen können, welcher mit geschlossenen Lippen erzeugt wird, wie *m*, z. B. in den Wörtern: abmessen, abmalen. Es schliesst sich dabei die Lippe, indem wir den *a* hervorbringenden Luftstrom unterbrechen, und öffnet sich erst nach Angabe des *m* wieder, so dass für das zwischenliegende *b* nur eben der Schluss als Ursache bleibt. Wird das *b* durch plötzliche Oeffnung des Lippenverschlusses hervorgebracht, so bleibt es nie als selbstständiger Laut isolirt, der hervorbrechende Luftstrom schliesst nothwendig an dasselbe ein, wenn auch noch so kurzes, Vocalgeräusch an. In der Regel erklingt ein kurzes *e* hinter *b* oder *p*, wenn die Mundtheile in ungezwungener Lage sich befinden. Gewisse Consonanten können sich unmittelbar ohne zwischenklingenden Vocal an das *b* anschliessen, und zwar solche, für welche die nothwendige Stellung der Sprachorgane bereits vor dem Durchbruch der geschlossenen Lippen hergestellt werden kann. So können wir *b* und *s* unmittelbar verbinden, nicht aber *b* oder *p* und *n*, da *n* einen gänzlichen Verschluss des Mundkanales in der Mitte erfordert, dieser aber nicht eingeleitet werden kann, während ein Luftstrom gegen die geschlossene Lippenöffnung zur Bildung des *p* andrängen soll. Es kommt daher unvermeidlich ein kurzes *e*, z. B. in dem Worte Pneumonie, zwischen *p* und *n* zum Vorschein. Ebensowenig kann *p* und *t* unmittelbar verbunden werden, wie aus den gleich zu besprechenden Bildungsbedingungen des *t* von selbst einleuchten wird. Die dritte Gruppe der Lippenlaute sind continuirliche Blasegeräusche, welche der Luftstrom während seines Durchganges durch die verengte Mundöffnung erzeugt. Zur Bildung des *f* legen wir die oberen Schneidezähne lose auf die Unterlippe, so dass der Luftstrom sich durch die kleinen zwischen den Zähnen befindlichen Spalten nach aussen drängen muss; die Haltung der Oberlippe ist gleichgültig, wir können sie hoch in die Höhe ziehen, oder der Unterlippe beliebig nähern, das *f*-Geräusch bleibt unverändert. Es kommt dasselbe auch zum Vorschein, wenn wir umgekehrt die unteren Schneidezähne an die Oberlippe anlegen, indessen wenden wir diese unbequemere Methode beim gewöhnlichen Sprechen nicht an. *v* und *w* werden erzeugt, wenn wir den Luftstrom durch die verengte Lippenspalte blasen, bei *v* ist die Oeffnung derselben mehr rund, bei *w* eine breite, aber enge Spalte. Dass *w* nicht stumm angegeben werden könne, sondern nichts als ein *f* oder *v* in Verbindung mit Stimmbändertönen sei, wie Einige behaupten, davon kann ich mich durchaus nicht überzeugen. Es lässt sich z. B. Walten mit vollkommen charakteristischem Klang des *w* ohne Betheiligung der Stimme aussprechen.

2) Zungenlaute, d. h. solche Consonanten, welche dadurch hervorgebracht werden, dass die Zunge den Mundkanal zwischen Rachen- und Lippenthor an irgend einer Stelle verengt oder verschliesst. Wir können hier drei ganz entsprechende Gruppen, wie bei den Lippenconsonanten unterscheiden: *a*) Consonanten, welche bei versperrtem Mund-

kanal angegeben werden: *n*; *b*) solche, welche auf Durchbruch eines Verschlusses desselben, oder plötzlichem Abbruch des Stromes durch raschen Verschluss beruhen: *d, t;* und *c*) solche, welche das Durchströmen der Luft durch eine verengte Stelle hervorbringt: *s, sch, l, r, j*. Das *n* ist dem *m* ganz analog, nur dass der Verschluss des Mundkanales nicht am äusseren Ausgang, sondern mehr in der Mitte durch Anlegen der Zungenspitze an den vorderen Theil des harten Gaumengewölbes erfolgt, so dass, während die Luft durch die Nase ausströmt, nur die kürzere Luftsäule des Mundkanales bis zu der Verschlussstelle resonirt. *d* und *t* entsprechen vollständig dem *b* und *p* der Lippenlaute. Den nöthigen Verschluss des Mundkanales bewirkt die Zunge durch Anlegen ihrer Spitze an die oberen Schneidezähne, oder an den harten Gaumen hinter denselben, bei *t* ist der Durchbruch der Luft in Folge eines stärkeren Andringens gewaltiger und plötzlicher als bei *d*. Auch für diese zwei Consonanten gilt die bei *b* und *p* beschriebene zweite Bildungsweise durch plötzliche Herstellung des genannten Schlusses; wir gebrauchen sie, wenn *d* oder *t* einen Vocal begränzen sollen. Auch hier bedarf es nicht der Wiedereröffnung des Verschlusses, da wir unmittelbar an *d* oder *t* einen Consonanten anreihen können, bei welchem jener Verschluss unverändert bestehen bleibt, wie z. B. in „Aetna“. Werden *d* und *t* durch Eröffnung des Verschlusses erzeugt, so schliesst sich auch an sie unvermeidlich ein Vocalgeräusch, gewöhnlich ein kurzes *e* an. Es versteht sich von selbst, dass die Lippenöffnung nicht geschlossen sein darf, wenn diese Consonanten erzeugt werden sollen, da der durch den Zungenverschluss durchbrechende Luftstrom einen freien Ausweg nach aussen finden muss; aus diesem Grunde kann daher *d* nur dann unmittelbar ohne interponirten Vocal an *m* oder *p* angereiht werden, wenn es nach der zweiten Methode erzeugt wird, die Lippen zur Bildung des *m* oder *p* während des Bestehens des Zungenverschlusses geschlossen werden (z. B. *admittere*). Die Zahl der zur dritten Gruppe gehörigen Zungenlaute ist etwas grösser, ihre Klangnatur etwas verschiedenartiger, als dies bei den Lippenlauten der Fall war, weil bei der Länge des Mundkanales und der mannigfachen Beweglichkeit der Zunge eine grosse Menge von Modificationen der Verengerung des Kanales möglich ist. Zur Bildung des *s* müssen wir die beiden Zahnreihen einander nähern, die Zungenspitze in dieselbe Lage, wie zur Bildung des *d* bringen, nur mit dem Unterschied, dass sie den Zähnen und dem harten Gaumen nicht anliegt, sondern zwischen beiden ein schmaler Spalt bleibt, durch welchen der Exspirationsstrom gegen die Spalten zwischen den oberen Schneidezähnen und die Spalte zwischen oberer und unterer Zahnreihe dringt. Das *s* geht in das Geräusch *sch* über, sobald wir die Zungenspitze nur ein wenig nach hinten zurückziehen, oder den Spalt zwischen ihr und dem harten Gaumen etwas nach hinten verlängern, indem wir noch eine Strecke des Zungenrückens hinter der Spitze dem Gewölbe nähern. Das *l* entsteht, wenn wir die Zungenspitze, wie bei der Bildung des *n* oder *d*, fest anlegen, dafür aber dem Luftstrom zu beiden Seiten der Zunge zwischen ihrem Rande und den oberen Backzähnen einen

schmalen Ausweg eröffnen, durch welchen er gegen die Lippenöffnung dringen kann. Die beiden letzten hierher gehörigen Laute *r* und *j* (*χ*) sind nicht ausschliessliches Eigenthum des Mundkanales, wir werden beiden, oder richtiger Modificationen von beiden, auch bei der dritten Klasse der Consonanten, die am Rachenthor erzeugt werden, begegnen. Das *r* entsteht, wenn der Luftstrom die Zunge in Vibrationen von solcher geringen Geschwindigkeit versetzt, dass wir die einzelnen Stösse gesondert auffassen können. Dies geschieht, indem die Zunge mit ihrer Spitze, wie zur Bildung des *d*, dem harten Gaumen genähert und durch Muskelaction in solchem Grade gesteift wird, dass sie nach Art einer Zunge von dem Luftstrom in Bewegung gesetzt werden kann. Nicht alle Personen können dieses Zungen-*r* hervorbringen, und wenden daher ausschliesslich die zweite unten zu besprechende Modification, das Gaumen-*r* an. Der letzte Laut ist am besten mit dem Buchstaben *j* (der deutschen Sprache) bezeichnet, doch finden wir ihn in der Schrift promiscue auch durch *ch* oder *g* ausgedrückt, wie z. B. in den Wörtern: herrli*ch* oder seli*g*. Dieser Laut wird hervorgebracht, indem der mittlere Theil des Zungenrückens dem harten Gaumen bis auf einen engen spaltförmigen Zwischenraum genähert wird, während der Mundkanal vor und hinter dem Spalt weit bleibt; bei dem Durchströmen der Luft durch jenen Spalt entsteht das in Rede stehende Geräusch. Der Klang desselben erleidet einige Modificationen, je nachdem der Spalt etwas näher an der Zungenspitze, oder etwas näher nach der Zungenwurzel zu gebildet wird.

3) Die Rachenlaute, d. h. Consonanten, welche durch Verschluss oder Verengerung in der Gegend des Racheneinganges des Mundkanales hervorgebracht werden. Strenggenommen sind es auch Zungenlaute, da auch hier die Zunge es ist, welche durch Hebung und Senkung ihres hintersten Theiles die Verengerung oder den Verschluss bewirkt. Richtiger könnte man daher die zweite Klasse vielleicht als Mundhöhlenlaute den Rachenlauten gegenüberstellen. Auch die Rachenlaute zerfallen in jene auf gleiche Weise charakterisirten drei Gruppen. Die erste Gruppe bildet das sogenannte Nasen-*n*, welches Mueller mit *ñ* oder *ng* bezeichnet, wie es z. B. in dem deutschen Worte Sang, oder im Französischen *son* ausgesprochen wird. Es entspricht vollständig in seiner Bildung dem *m* und *n*, nur dass der resonirende Mundkanal durch Anlegen des hintersten Theiles des Zungenrückens an den Gaumen noch weiter als bei *n* verkürzt ist, während die Luft durch die Nasenhöhle ausströmt. Dem *p* der Lippenlaute und dem *t* der Zungenlaute entspricht das *k*, welches der Durchbruch des andrängenden Luftstromes durch den wie bei *ng* gebildeten Verschluss erzeugt, oder auch der Abbruch des Luftstromes durch plötzliche Herstellung dieses Verschlusses. Dem *b* und *d* entspricht das *g*, wie wir es in Gott, geben u. s. w. aussprechen. *Mutatis mutandis* gilt daher für *g* und *k* dasselbe, was oben für *d, t* und *b, p* erörtert wurde. Die dritte Gruppe besteht blos aus den schon erwähnten Modificationen des *ch* und *r*. Das reine Gaumen-*χ*, bei welchem der Spalt für den Durchgang der Luft durch Annäherung der Zungen-

wurzel an den hintersten Theil des Gaumengewölbes gebildet wird, findet sich am ausgeprägtesten in der Sprache der Holländer, bei denen es mit dem Buchstaben *g* (*God*) bezeichnet wird, und im Dialect der Schweizer, die es durch *ch* in der Schrift ausdrücken. Das Rachen-*r* unterscheidet sich dagegen wesentlich von dem Zungen-*r* insofern, als bei ersterem das Zäpfchen, nicht wie bei letzterem die Zunge der vibrirende Theil ist.[2]

So viel von den Lauten der stummen Sprache; wir brauchen am Ende ihrer Darstellung kaum auf die schon vorher verkündigte Einseitigkeit derselben nochmals aufmerksam zu machen; wir konnten keine Akustik der fraglichen Geräusche, sondern nur eine Mechanik ihrer nächsten Ursachen geben.

Wir haben nur Weniges über die laute Sprache, die Verbindung der Geräusche mit Tönen der Stimmbänder hinzuzufügen. Während J. Mueller für die sogenannten explosiven Consonanten *b*, *d*, *g* und *p*, *t*, *k* mit Bestimmtheit behauptet, dass sie unter allen Umständen keines Mittönens der Stimme fähig sind, ist man neuerdings geneigt, auch für diese Consonanten die Möglichkeit der Intonation zuzugeben. Bruecke stellt sogar als wesentlichen Unterschied zwischen *d* und *t*, *b* und *p* den hin, dass *p* und *t* bei erweiterter Stimmritze ohne Tönung, *b* und *d* dagegen stets bei verengter tönender Stimmritze erzeugt werden sollen. Ich kann mich von der Richtigkeit dieses Unterschiedes durchaus nicht überzeugen, und schliesse mich unbedingt der Mueller'schen Ansicht an. Es können nicht allein auch *b* und *d* stumm angegeben werden, sondern sie müssen es sogar stets, ebenso wie *p*, *t*, *k*. Versuchen wir es, sie zu intoniren, so tritt der Ton nicht mit dem momentanen Durchbruchsgeräusch, welches die Consonanten bildet, sondern erst nach demselben in Verbindung mit dem unvermeidlich an jene Consonanten sich anschliessenden Vocalgeräusch ein. Ganz einleuchtend wird die Unmöglichkeit der Intonation bei der zweiten Bildungsmethode dieser Consonanten mit plötzlichem Abbruch eines intonirten Vocals, bei welcher das momentane Schlussgeräusch nicht nothwendig von einem Vocal gefolgt wird. Bei dem Versuche, das *b* in „abmahnen" zu intoniren, wird man sich am leichtesten von der Unmöglichkeit überzeugen. Mueller rechnet zu den Consonanten, welche in der lauten Sprache stumm bleiben, auch das *h*; wir verweisen auf das oben über diesen vermeintlichen Laut Erörterte, woraus hervorgeht, dass von einem intonirten *h* nicht die Rede sein kann.

Alle übrigen Consonanten können mit Stimmbändertönen verbunden werden; dies ist ebenso aus ihrer Bildungsweise erklärlich, als eine Betrachtung der bei den Explosivis stattfindenden Verhältnisse die Nothwendigkeit ihrer Stummheit erklärlich macht. Alle Consonanten, welche dem Durchgang eines continuirlichen Stromes durch einen verengten Theil des Mundrohres oder durch die Nase mit Resonanz der Mundluft ihre Entstehung verdanken, sind intonationsfähig, weil der Luftstrom in gleicher Weise zu ihrer Erzeugung geeignet bleibt, mag er vorher durch die weite Stimmritze geströmt sein, oder beim Durchgang durch die verengte die Stimmbänder in Schwingungen von beliebiger Geschwindig-

keit versetzt haben. Wie sich freilich die von den Stimmbandschwingungen fortgeleiteten Schallwellen der Luft mit den Schwingungen, welche den Geräuschen zu Grunde liegen, im speciellen Fall amalgamiren, darüber ist uns die Akustik noch jeden Aufschluss schuldig. Im Moment der Bildung eines *b, p, d, t, k* kann aus folgenden Gründen kein Ton entstehen. Vor ihrer Bildung (nach der ersten Methode) steht der Luftstrom still, indem er einen gewissen Druck auf die verschlossene Stelle ausübt. Im Moment der Eröffnung stürzt die zunächst hinter dem Verschluss befindliche Luft durch die gebildete Oeffnung, und erzeugt das Geräusch. Jetzt erst kann die übrige Luft nachrücken, der Luftstrom wieder in Gang kommen, und im Kehlkopf wieder einen Ton bilden, der nothwendig dem Entladungsgeräusch nachfolgen muss, nicht mit ihm synchronisch sein kann. Die intonirbaren Consonanten werden in der lauten Sprache nicht nothwendig intonirt, sondern bleiben häufig stumm, ja es kommen in manchen Wörtern selbst stumme Vocale in der lauten Sprache vor. Eine genaue Erörterung der Regeln, nach welchen die Intonation erfolgt oder ausbleibt und eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Sprachen in dieser Beziehung würde uns zu weit führen. Ebenso sehen wir ab von einer vergleichenden Darstellung der Gesetze und Regeln der Wortbildung in den verschiedenen Sprachen, welche Gegenstand einer rationellen, auf physiologischer Basis ruhenden Grammatik ist. Von welchem Interesse das Studium derselben auch für die Physiologie ist, bedarf keiner besonderen Beweisführung.[3]

[1] Als die hauptsächlichsten älteren und neueren Arbeiten über die Physiologie der Sprache sind folgende zu nennen: KEMPELEN, *Mechanismus der menschlichen Sprache nebst Beschreibung seiner sprechenden Maschine*, Wien 1791 (von den vielfachen Versuchen, eine künstliche Sprachmaschine herzustellen, ist keiner vollständig gelungen; eine Anzahl von Lauten des menschlichen Organs sind bis jetzt gänzlich unnachahmbar geblieben); C. MAYER, *über die menschl. Stimme und Sprache*, MECKEL's *Arch.* 1826, pag. 188; WILLIS, POGGENDORF's *Ann.* Bd. XXIV. pag. 397; PURKINJE, *Forsch. über die Physiologie der menschl. Sprache*, Krakau 1836; J. MUELLER, *Phys.* Bd. II. pag. 229; E. BRUECKE, *Unters. über Lautbildung und das natürliche System der Sprachlaute*, *Sitzungsber. d. Wiener Akademie mathem.-naturwissenschaftl. Klasse*, März 1849, I. pag. 181; LUDWIG, *Phys.* Bd. I. pag. 434; BRUCH, *zur Physiol. der Sprache*, *academ. Einladungsschr.*, Basel 1854. — [2] Einige unterscheiden noch eine dritte Modification des *r* als Lippen-*r*, so dass nach ihnen dieser Consonant allen drei Klassen gemeinsam ist. Das sogenannte Lippen-*r* ist jener Schwirrlaut, welcher entsteht, wenn wir die lose aufeinandergelegten Lippen durch den Luftstrom in Vibrationen von dem oben für die Zunge beschriebenen Charakter versetzen. Wir haben diesen Laut nicht berücksichtigt, weil er in der Sprache ebensowenig zur Anwendung kommt, wie manches andere mögliche Geräusch, welches im Ansatzrohr hervorgebracht werden kann. — [3] Herkömmlich betrachtet man als Anhang zu dem vorstehenden Kapitel eine Auseinandersetzung der Ursachen und Erscheinungen der unter dem Namen Stammeln und Stottern bekannten fehlerhaften Sprachweisen, regelwidrige Lautbildungen und Lautverbindungen, welche nicht auf irgend einem anatomischen Mangel der Sprachorgane, sondern lediglich auf mangelhafter Beherrschung derselben durch den Willen beruhen. Die Schwierigkeit, so verschiedenartige Bewegungen und so feine Nuancen derselben Bewegungen der Sprachorgane in so raschem Wechsel, als die Verbindung der einzelnen Laute zu Wörtern erfordert, hervorzubringen und passend aneinander zu knüpfen, diese Schwierigkeit ist es, welche der Stotternde nicht überwindet. Je differenter zwei auf einander folgende Bewegungen, desto grösser ist jene Schwierigkeit; wir finden daher, dass der Stotternde am leichtesten bei gewissen Lautverbindungen stockt, und in vergeblichem Bemühen, den rechten Ansatz zu diesem Bewegungswechsel zu gewinnen, die vorhergehenden Laute, wenn ihm dieselben keine besonderen Schwierig-

keiten machen, wiederholt oder ausserordentlich verlängert. Er wiederholt die vorhergehenden Laute, wenn dieselben keiner Verlängerung fähig sind, wie die Durchbruchslaute, er verlängert sie, wenn es continuirliche Laute sind, oder wiederholt auch diese. Besonders schwierig pflegt für Stotternde der Uebergang von einem stummen Consonanten zu einem intonirten Vocal, also die schnelle prompte Verengerung der vorher erweiterten Stimmritze und die Spannung der vorher erschlafften Stimmbänder zu sein. Nicht der Vocal an sich, d. h. nicht die Einstellung der Mundtheile, welche das Vocalgeräusch erheischt, macht die Schwierigkeit, wie SCHULTHESS behauptet hat, sondern lediglich der Uebergang von einem stummen zu einem intonirten Laut. Im Allgemeinen sind es die Consonanten und gewisse Consonantenverbindungen, welche dadurch, dass die nöthige Einstellung der Sprachorgane schwer zu finden ist, Gegenstand des Anstosses für den Stotternden sind. Man kann sich leicht überzeugen, welche Anstrengung es einem Stotternden kostet, z. B. *b* und *r* zu verbinden, unmittelbar nach dem durch Oeffnung der Lippen gebildeten Entladungslaut sogleich die richtige Stellung der Zunge und des weichen Gaumens am Rachenthor zur Erzeugung des *r* zu finden. Eine exacte physiologische Darstellung der Ursachen, auf welchen in letzter Instanz der Ungehorsam der Sprachmuskeln gegen den Willen, ihre Ungeschicklichkeit in der Ausführung seiner Befehle beruht, ist vorläufig unmöglich, so lange der Wille eine Kraft ist, deren Wesen gänzlich ausserhalb des Bereiches physiologischer Forschung liegt.

VIERTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER ZEUGUNG.

ALLGEMEINES.

§. 277.

Nachdem wir die Erläuterung der Erscheinungen des individuellen thierischen Lebens, seiner Bedingungen und Gesetze vollendet haben, bleibt uns noch eine kleine in sich abgeschlossene und doch mit den beschriebenen vegetativen und animalen Processen in mannigfachem innigen Zusammenhang stehende Reihe physiologischer Vorgänge übrig. Der Grund zu ihrer Absonderung liegt nicht in specifischen Eigenthümlichkeiten der Processe selbst und ihrer Factoren, sondern lediglich in der Natur ihres Endresultates, oder, wem diese Ausdrucksform besser behagt, ihres Zweckes. Während die gesammte bisher betrachtete Reihe von Lebensvorgängen in ihrer wunderbaren Verkettung den Inbegriff des individuellen Lebens bildet, jeder derselben die individuelle Existenz in diesem oder jenem bestimmten Typus mehr weniger wesentlich bedingend, keiner ohne Störung, oder gänzliche Sistirung des Ablaufs der übrigen aus der Kette entfernbar, kommen wir jetzt zu Processen, deren Heerd und Erzeuger zwar ebenfalls der individuelle Organismus, deren Vorhandensein denselben sogar charakterisiren hilft, welche aber keine wesentlichen Bildungsglieder des individuellen Lebens bilden, sondern ausschliesslich für die Erhaltung des Lebens der Gattung bestimmt sind. Es sind dies die Fortpflanzungs- oder Zeugungsprocesse,[1] deren Resultat bei vollständigem normalen Verlauf und Ineinandergreifen der einzelnen Glieder die Production neuer Individuen aus den vorhandenen, in Summa also die Erhaltung einer typischen Form von Organismen als eine continuirliche Reihe auseinander hervorgebildeter vergänglicher Einzelwesen ist. Eben diese Vergänglichkeit der Individuen aller organisirten Wesen ist es, aus welcher sich am eindringlichsten auf teleologischem Anschauungsgebiet die Nothwendigkeit der Begabung

der Individuen mit Zeugungskraft nachweisen lässt, wenn wir die historische Thatsache des durch Jahrtausende ununterbrochenen Bestehens der einzelnen Arten von Organismen als Naturzweck, die Unmöglichkeit der Neubildung von Individuen aus Elementen der unbelebten Natur als streng erwiesenes Factum hinstellen. Leicht ist es, diese für Manchen unbefriedigende teleologische Fassung des Satzes in eine causale zu übersetzen, die Zeugung als die Ursache der factischen Erhaltung der Art trotz der gesetzmässigen Vergänglichkeit der Individuen zu erweisen. Diese Vergänglichkeit selbst ist noch ein physiologisches Räthsel. Welche Momente sind es, welche dem Ablauf der physikalisch-chemischen Processe des Lebens eine bestimmte unübersteigliche Gränze setzen, sei es, dass der Zeitraum zwischen Geburt und Tod nur wenige Stunden, oder ein Jahrhundert und mehr überspannt? Sind es Agentien der Aussenwelt, deren störende Einwirkungen sich nothwendig durch stetiges Wachsthum in solchem Grade summiren, dass endlich die Kräfte des Lebens ihrer Ueberwindung nicht mehr gewachsen sind? Oder trägt das Leben in sich selbst den Keim des Todes? Liegt in den Lebensprocessen selbst eine Quelle normaler Widerstände, physikalischer oder chemischer Schädlichkeiten, welche diese Vorgänge sistiren, sobald sie zu einer gewissen Höhe angewachsen sind? Liegt es in der Einrichtung des Organismus, dass die materiellen Substrate nur für eine gewisse Dauer zur Unterhaltung der Processe, deren Vermittler sie sind, taugen, indem eine vollkommene Restitution derselben nicht möglich ist? Steht das Leben still wie die Uhr, wenn die Widerstände der elastischen Kraft ihrer Feder das Gleichgewicht halten? Wie wir auch die Frage formuliren, welche Vermuthungen wir auch in sie hineinlegen mögen, die Wissenschaft ist ausser Stande, eine befriedigende Antwort darauf zu geben, und wird für eine solche erst reif sein, wenn sie eine ideale Stufe der Vollendung erreicht hat. Die Erkenntniss des Wesens und der Bedingungen des normalen Todes, nicht jenes weit häufigeren, durch „zufällige" äussere Störungen herbeigeführten Todes, ist eines der letzten höchsten Probleme der Lehre vom Leben. Bevor nicht alle Bedingungen und Gesetze des Lebens so klar vor uns liegen, dass wir den Gang des Getriebes Schritt für Schritt vorherbestimmen, für jeden Moment des Lebens genaue Rechnung über Art und Werth seiner Bedingungen in diesem Moment ablegen können, so lange ist wenig Aussicht, dass wir die Ursachen des Todes bis zu ihren letzten Quellen, die vielleicht schon in der Mitte, oder gar im Anfang des Lebens entspringen, zurückverfolgen können. Jetzt kennen wir noch nicht einmal den Hergang des Todes, vermögen nicht die Reihe der Erscheinungen, unter welchen das Leben erlischt, vollständig und in ihrer natürlichen, durch wechselseitige Causalitätsverhältnisse bedingten Ordnung zu nennen. Es ist hier kein Raum, weiter auf die angeregten Fragen einzugehen; wir müssen uns begnügen, die erste Prämisse, auf welche sich der teleologische Beweis für die Nothwendigkeit der Zeugung basirt, die Vergänglichkeit der Individuen, als ein durch Erfahrung unzweifelhaft constatirtes, wenn auch vorläufig unerklärtes Factum zu betrachten. Wir fügen

hinzu, dass in Wirklichkeit dies in der Vergänglichkeit der Individuen gegebene bedingende Moment für die Fortpflanzung durch den Umstand gewissermaassen verstärkt wird, dass nur die Minderzahl der Individuen das mögliche Extrem der Lebensdauer wirklich erreicht. Bei der Mehrzahl wird, lange bevor die aus dem Leben selbst nothwendig und gesetzmässig sich hervorbildenden Störungen zu einer tödtlichen Höhe angewachsen sind, der Tod durch den Eingriff verschiedenartiger äusserer Schädlichkeiten herbeigeführt, auf die wir die Bezeichnung zufällig anwenden dürfen, insofern sie nicht durch den normalen Gang des individuellen Lebens bedingt sind, die aber darum nicht ausserhalb des Gesetzes stehen, voraussichtlich alle als im Gesammthaushaltsplan der Natur nothwendig begründet zu erweisen sind. Wir können uns nicht darauf einlassen, alle die Störungen näher zu charakterisiren, welche, die vitalen Processe in unendlichfacher Weise qualitativ und quantitativ alterirend, jene verschiedenen Typen abnormer Verlaufsmodificationen des Lebens hervorbringen, welche die Pathologie als Krankheiten beschreibt, und einst auf physiologische Gesetze zurückführen soll. Wir mögen und könnten nicht nachweisen, wie und unter welchen Bedingungen alle diese pathologischen Störungen den „zufälligen" Tod der Individuen herbeiführen, noch weniger möchten wir den schwierigen Versuch wagen, in den Verhältnissen des Gesammthaushaltes die Momente aufzusuchen, welche sie und den von ihnen verursachten „zufälligen" Tod ebenso gesetzmässig und nothwendig bedingen, als gewisse unbekannte Momente im Haushalt des einzelnen Organismus den sogenannten normalen Tod. Ebenso weisen wir nur andeutungsweise auf eine zweite fast alle Arten lebender Wesen treffende Ursache des vorzeitigen Todes hin, deren gesetzmässige Nothwendigkeit weit klarer einleuchtet, als die der vorhergenannten Klasse von Störungen: es ist dies die sogenannte „natürliche Feindschaft", mit anderen Worten, die natur-ökonomische Einrichtung der Ernährung von Organismen durch Organismen, der Erhaltung des Lebens durch Vernichtung des Lebens. Ein Blick auf die lange Reihe der Lebensformen vom Menschen herab bis zu den einfachsten Gliedern zeigt uns tausendfältige Beispiele dieser regelmässigen massenhaften Verwendung von Individuen als Subsistenzmittel für andere. Wer kann sich hierbei teleologischer Anschauungen erwehren? Mit demselben Recht, mit welchem Jeder als unzweifelhaft betrachtet, dass die verschiedenen zur Nahrung für Mensch und Thier dienenden Pflanzenformen ihre natürliche Bestimmung in diesem Untergang zum Frommen höher organisirter Wesen finden, muss man nicht allein die regelmässige Vernichtung zahlreicher Thierindividuen der verschiedensten Arten durch den Menschen, oder durch Thiere, zum Zweck der Ernährung als in einem allgemeinen Haushaltsplan begründet betrachten, sondern darf auch die zeitweilige Verwendung menschlicher Individuen zur Ernährung von Raubthieren durchaus nicht als ausserhalb dieses Planes liegende Zufälle beklagen. Wir sagen, der Wallfisch ist auf die Tödtung zahlloser kleiner Fische und Mollusken zur Unterhaltung seiner Existenz angewiesen, der Tiger auf den Mord der in sein Bereich fallenden

Säugethiere angewiesen, und rechtfertigen diesen Ausdruck durch den Nachweis, dass die Organisation beider Thiere diesem Nahrungserwerb entsprechend zweckmässig eingerichtet ist, sowohl die physische als die psychische, indem wir nicht weniger die Zähne und Locomotionsorgane des Tigers für den Fang und die Zerreissung lebender, locomotionsfähiger Wesen passend angelegt finden, sondern auch seinen blutdürstigen Sinn nicht als Erziehungsresultat einer freien Seele, sondern unter dem leidigen Titel Instinct als präformirte Seeleneigenschaft rechtfertigen. Kurz, wenn irgend etwas geeignet ist, die einfache Auffassung gewisser Erscheinungen als Thatsachen und ihre Zergliederung in Ursachen und Wirkungen unbefriedigend erscheinen zu lassen, und zur Abstraction eines zu Grunde liegenden Naturplanes zu verführen, so sind es die eben besprochenen allgemeinen Haushaltsverhältnisse der belebten Natur, in welchen wir ein gewaltiges Mittel zur Verringerung der Individuen, mithin eine zwingende Veranlassung zur Zeugung kennen gelernt haben. Die Mittel, durch welche dieser beständige Ausfall an Einzelwesen in allen Arten immer wieder gedeckt wird, zu erörtern, ist die Aufgabe des vorliegenden Abschnittes, freilich nicht in ihrem weitesten Umfange. Wenn es auch gerechtfertigt und nothwendig erscheint, zu einer allgemeinen Uebersicht der Fortpflanzungsmethoden das Material aus allen Klassen belebter Wesen zusammenzutragen, müssen wir doch selbstverständlich bei den folgenden speciellen Erörterungen von einer ausführlichen Berücksichtigung der Pflanzen und selbst von einer detaillirten Durchführung durch die ganze Reihe der Thierformen absehen. Nur wo wir auf Lücken des Materials in Betreff der uns zunächst liegenden höchstorganisirten Geschöpfe stossen, wo wir der Analogien zur Beweisführung bedürfen, wo die einfacheren Verhältnisse bei niedrigeren Formen leichter und verständlicher gewisse Thatsachen erläutern, und endlich, wo es gilt, die ausnahmslose Gültigkeit gewisser Gesetze für alle Arten belebter Wesen zu erweisen, werden wir nach Bedürfniss den Schauplatz in alle Provinzen des grossen Reiches verlegen.

[1] Wir können nur eine einzige die ganze Zeugungslehre in ihrer jetzigen Gestaltung umfassende Arbeit namhaft machen, d. i. LEUCKART, Art.: *Zeugung* in R. WAGNER's *Handwörterbuch der Physik*, Bd. IV. pag. 707. Wir empfehlen das Studium derselben auf das Dringendste, insbesondere weil in derselben die allgemeinen Verhältnisse, denen wir hier nur beschränkten Raum widmen können, in frischer lebendiger Form, mit scharfsinniger Auswahl der Beweise aus den massenhaften Details, und endlich mit einer gebührenden das Verständniss ungemein erleichternden Verwerthung der Teleologie dargestellt sind.

§. 278.

Die Arten der Zeugung. Für die gesammte Thierreihe, von ihren höchstorganisirten bis zu ihren niedrigsten Formen herab, darf als ausnahmsloses Gesetz ausgesprochen werden, dass die Neubildung von Individuen zum Ersatz der untergehenden ausschliesslich auf dem

Wege der sogenannten elterlichen Zeugung geschieht, indem die vorhandenen Individuen das Vermögen besitzen, gewisse Theile ihrer selbst von sich abzusondern, welche unter eigenthümlichen Bedingungen zu neuen, selbstständigen, gleichorganisirten Geschöpfen ausgebildet werden. Zur Annahme dieses Gesetzes berechtigen uns folgende Umstände. So weit die Beobachtung zurückreicht, ist mit Sicherheit nur die elterliche Zeugung als Productionsweg thierischer Organismen constatirt; jede Thierform stellt sich als eine ununterbrochene Reihe auseinander hervorgegangener Einzelwesen dar; nirgends zeigt uns die Geschichte eine Lücke in einer solchen Reihe, das völlige Aussterben einer Art, und ein späteres Wiederauftreten derselben durch eine Neuschöpfung, wohl aber Belege genug dafür, dass einmal in allen Individuen vernichtete Arten für immer aus der Reihe der Thierformen gestrichen sind. In zweiter Instanz stützt sich jenes Gesetz auf die directe Beobachtung der Entwicklungsvorgänge, oder wenigstens den Nachweis von Fortpflanzungsorganen bei der grössten Mehrzahl der Thierarten. Während bis vor Kurzem noch bei ganzen grösseren Gruppen weder der Act der Fortpflanzung beobachtet, noch Theile aufgefunden waren, welchen man aus Gründen der Analogie die Bestimmung, zur Neubildung von Individuen verwendet zu werden, hätte vindiciren können, hat die mächtig fortschreitende vergleichende Anatomie dieses Häuflein scheinbarer Ausnahmen mehr und mehr bis auf vereinzelte Ueberreste reducirt, und auch für diese den Nachweis des Fortpflanzungsvermögens in den Bereich der höchsten Wahrscheinlichkeit gerückt. Der beschränkte Raum verbietet uns, diesen Satz ausführlich durch Beispiele zu belegen; wir erinnern nur an die trefflichen Untersuchungen, welche die neuere Zeit über die Fortpflanzung der Infusorien geliefert hat. Freilich dürfen wir nicht verkennen, dass selbst, wenn für alle Thierarten der unzweideutigste Nachweis für das Vorhandensein und die Functionirung von Fortpflanzungsorganen geliefert wäre, damit durchaus nicht die Unmöglichkeit des Bestehens anderer Bildungsmethoden neuer Individuen neben der elterlichen Zeugung erwiesen wäre. Ueberhaupt hat das Gesetz der ausschliesslichen elterlichen Zeugung nur den bedingten Werth eines Erfahrungsgesetzes, zur unbedingten Geltung könnte es nur durch den untrüglichen Nachweis der Unmöglichkeit anderer Zeugungsarten erhoben werden; dieser Nachweis fehlt und dürfte schwer zu führen sein, so dass noch jetzt eine einzige, aber unzweifelhafte gegentheilige Erfahrung das Gesetz über den Haufen werfen kann. Man bezeichnet die hypothetische Entstehung von Individuen durch Neuschöpfung im Gegensatz zur elterlichen Zeugung mit dem Namen der Urerzeugung, *generatio aequivoca seu spontanea, s. inaequalis*. Man hat darunter selbstverständlich weder eine Entstehung von Organismen aus „Nichts“ verstanden, noch behauptet, dass beliebige Elemente und Verbindungen der sogenannten anorganischen Natur zu lebendigen Organismen sich zusammenthun könnten; sondern man stellt sich unter Urerzeugung jetzt wenigstens nur die Umwandlung einer Mischung derjenigen „organischen und anorganischen Substanzen,

welche dem Thierkörper eigenthümlich sind", zu einem solchen vor. Da nun strenggenommen auch bei der elterlichen Zeugung der zur Neubildung dienende Theil eines Individuums nichts Anderes als eine solche Mischung ist, suchte man das wesentliche Unterscheidungsmoment der Urerzeugung nur in dem negativen Umstande, dass bei ihr die fragliche Stoffmischung nicht als solche einen integrirenden Bestandtheil eines lebenden Individuums von gleicher Organisation wie das neuzuschaffende bildet, sondern aus beliebiger Quelle stammt, durch beliebige Verhältnisse zusammengebracht ist. Specieller ausgedrückt lautet die herkömmliche Vorstellung von der Urerzeugung dahin, dass unter Umständen die aus einer Zersetzung thierischer oder vegetabilischer Gebilde hervorgegangenen Materien zu einem thierischen Organismus niederer Art zusammentreten sollen. Eine exactere Definition lässt sich nicht geben, da keine einzige reelle Beobachtung eines solchen Urerzeugungsvorganges in allen seinen Stadien existirt. Wir werden sogleich die Umstände namhaft machen, welche früher zur Annahme der *generatio aequivoca* drängten, müssen aber vorausschicken, dass, so sehr wir überzeugt sind, dass für die Thiere nicht ein einziges Factum vorliegt, welches die Annahme elterlicher Zeugung unbedingt unmöglich, die der Urerzeugung daher unvermeidlich machte, auf der anderen Seite wir uns denen nicht anschliessen können, welche eine Urerzeugung als eine absolute physiologische Unmöglichkeit hinstellen. Im Gegentheil müssten wir es wohl als einen Fortschritt für die Physiologie begrüssen, wenn ein Beispiel der Entstehung eines thierischen Organismus ohne Eltern erwiesen und genau beobachtet würde, weil nur auf diese Weise ein Licht auf eine der dunkelsten Fragen geworfen werden könnte, wir meinen auf die Entstehung der ersten Repräsentanten der Thierwelt, welche noch gänzlich in den Schlacken der Fabel begraben liegt. Die erste Erzeugung eines Organismus muss natürlich eine Urerzeugung gewesen sein, gleichviel ob die ersten Repräsentanten jeder Art durch eine solche entstanden sind, oder zunächst nur wenige niedere Formen, aus denen sich auf eine uns freilich unbegreifliche Weise allmälig alle bestehenden herausgebildet haben; selbst wenn wir annehmen wollten, dass es Uebergangsstufen zwischen Thier und Pflanze, eine „Pflanze im Moment der Thierwerdung" giebt, die Thiere sich also vielleicht mittelbar aus pflanzlichen Organismen entwickelt hätten, müssten wir doch zu einer Urerzeugung von Vegetabilien als erstem Ausgangspunkt zurückgehen. Es würde zu nichts führen, wollten wir uns weiter auf dem Brachfeld dieses dunkelsten Theiles der physiologischen Geschichte herumtreiben; wir bezweckten mit seiner Berührung nichts weiter, als die Unhaltbarkeit einer absoluten Verwerfung der *generatio aequivoca* zu zeigen. Wir wiederholen, die Nichtbeobachtung einer solchen, sowie unsere Unfähigkeit, eine detaillirte physiologische Vorstellung von dem Hergang derselben zu bilden, beweisen nicht ihre Unmöglichkeit. Nachdem wir somit den Standpunkt bezeichnet zu haben glauben, von welchem aus die Urerzeugungsfrage zu beurtheilen und zu behandeln ist, können wir einen Blick auf das thatsächliche Material werfen, aus welchem die Ver-

theidiger der Urerzeugung früher und jetzt ihre Beweise, die Gegner ihre Widerlegungsgründe geschöpft haben. Bevor wir für die thierischen Organismen die versprochenen kritischen Belege des obigen Erfahrungsgesetzes beibringen, wollen wir einen Blick auf die Pflanzen werfen, nicht um weitläufig die mannigfachen bisher aus der Genesis der Algen und Pilze hergeholten unsicheren oder bereits entkräfteten Beweise einer vegetabilischen Urerzeugung durchzugehen, sondern, um eine einzige Beobachtung der allerneusten Zeit vorzuführen, welche jedem Unbefangenen als ein evidentes Beispiel wahrer Urerzeugung erscheinen muss, bei welcher unseres Erachtens nicht die entfernteste Aussicht vorhanden ist, ohne die willkührlichsten, unwahrscheinlichsten Fictionen elterliche Zeugung zu erweisen. Es ist dies die mit Recht enormes Aufsehen erregende, leicht zu constatirende Beobachtung Cienkowski's,[1] der Entstehung eines einzelligen Organismus mit endogener Schwärmsporenbrut in faulenden Kartoffeln. Das hohe Interesse der Frage fordert specielle Mittheilung dieser Beobachtung. Lässt man zerschnittene Kartoffeln in Wasser faulen, so bemerkt man nach einiger Zeit, dass die ursprünglich nackten Stärkmehlkörnchen einen lichten Saum erhalten, welcher sich als optischer Ausdruck einer um dieselben herum gebildeten Membran unzweifelhaft erweisen lässt. Diese Membran hebt sich mehr und mehr vom Stärkmehlkorn ab, wächst zu einer grossen runden oder länglichen, selbst schlauchförmigen Zelle aus, in welcher allmälig ein schleimiger, feinkörniger, wandständiger Inhalt zum Vorschein kommt; dieser Inhalt sondert sich in kleine rundliche Häufchen, diese Häufchen fangen an, zuckende Bewegungen zu zeigen, bohren sich an verschiedenen Stellen durch die Zellwand nach aussen und schwärmen endlich in Gestalt aalförmiger, an einem Ende mit zwei langen Wimperhaaren versehener Gebilde ganz von dem Ansehen der bekannten Algenschwärmsporen aus. Das in der Zelle liegende Stärkmehlkorn, welches während dieser Entwicklungsvorgänge meistens verkleinert und wie corrodirt wird, umgiebt sich nicht selten nach dem Ausschlüpfen jener Körperchen mit einer neuen Membran, und wiederholt so die ganze wunderbare Erscheinungsreihe. Eine weitere Entwicklung der ausgeschwärmten Sporen hat Cienkowski trotz sorgfältigem Nachforschen nicht beobachten können. Soweit die Thatsache, deren volle Richtigkeit durch Zeugen genügend verbürgt ist, von welcher ich mich selbst durch Autopsie überzeugt habe; der ganze einfache Entwicklungsprocess kann mit Leichtigkeit an einem und demselben Stärkekorn durch alle Stadien verfolgt werden. Wo, fragen wir, bietet sich hier ein Anhaltepunkt zur Desavouirung der Urerzeugung? Unter unseren Augen geschieht um ein indifferentes Stärkekorn eine freie Zellbildung, ohne dass die sorgfältigste Forschung die Concurrenz irgend eines Elementes, welches als mütterlicher Theil denkbar wäre, entdecken kann, und die neugebildete Zelle gerirt sich unzweifelhaft durch Production jener Schwärmsporen als vegetabilischer Organismus, als Pflanzenindividuum. Es hat freilich schon die Zellbildung an sich viel Wunderbares, besonders da bisher keine Analogie dafür bekannt war, dass ein derartiges Gebilde, wie ein Stärkekorn, die

Rolle eines Attractionscentrums, eines Zellenkernes übernehmen kann. Und doch lässt die Beobachtung keine andere Deutung zu, weist z. B. entschieden die ursprünglich in mir selbst aufgetauchte Vermuthung zurück, dass das Stärkekorn ein zufällig in den Zellenbildungsprocess hineingerathenes Element sein könne, wie etwa die Blutkörperchen in den sogenannten blutkörperchenhaltigen Zellen der Milz. Es lässt sich kein Kern neben dem Stärkekorn entdecken, dasselbe wird ursprünglich ringsum straff von der jungen Zellenmembran überzogen; am augenscheinlichsten aber spricht für die primäre Bedingung der Zellbildung durch das Amylum der Umstand, dass um dasselbe Korn der ganze Process noch einmal in gleicher Weise sich wiederholt. Kurz, alle Bemühung ist vergebens, einen verwundbaren Fleck an dieser Beobachtung zu finden, von welchem aus ihre Beweiskraft für Urerzeugung zu entkräften wäre; möglich, dass weitere Verfolgung des Phänomens doch noch einen Ausweg eröffnet, und jenen einzelligen Organismus als Entwicklungsproduct einer präformirten Spore erweist, für jetzt ist kein Schatten von Berechtigung zu diesem Glauben vorhanden. Wir scheuen uns demnach nicht, den Vorgang so zu erklären, dass jene Mischung der Fäulnissproducte der Kartoffel an sich und unter Beihülfe der Amylumkörper das Vermögen besitze, zu vegetabilischen Zellen sich zu organisiren, in gleicher Weise, wie diese plastische Eigenschaft den Transsudaten des Blutes in thierische Gewebe zukommt; die auf diese Art gebildeten Zellen erhalten durch die erwiesene Umgestaltung ihres Inhaltes die Bedeutung eines Organismus eines lebenden Individuums. So wünschenswerth der Nachweis wäre, dass eine weitere Entwicklung jener ausgeschlüpften Schwärmsporen zu neuen Organismen stattfindet, so begründet doch das Fehlen dieses Nachweises keinen stichhaltigen Einwand gegen die Deutung jener Stärkezellen als Organismen; vielleicht fehlt es den Schwärmsporen nur an irgend einer Bedingung unter den gegebenen Verhältnissen, ihre Bestimmung zu erfüllen. Genug von diesem Beispiel, welches bis jetzt einzig dasteht. Es giebt zwar eine grosse Reihe von Beobachtungen über Bildung niederer Pilze, bei welchen elterliche Zeugung nicht erweislich ist, so dass Pflanzenphysiologen, wie Naegeli, mit Bestimmtheit die Entstehung derselben durch Urerzeugung behaupten; allein bei keiner sind so evidente Beweise für die Urerzeugung durch die von Anfang bis Ende verfolgte Entwicklung selbst geliefert. Selbst Cohn's[2] höchst interessante Beobachtungen über die Bildung der *Empusa muscae* im Innern der Leibeshöhle der Fliegen können nicht mehr als unzweideutige Beweise von Urerzeugung gelten, seitdem Tulasne[3] bei den Brandpilzen eine Art von Generationswechsel erwiesen hat, welcher aus einer einzigen Pilzspore durch Production secundärer und tertiärer, von der ursprünglichen verschiedener Sporengenerationen, zahllose Keime, deren jeder zu einem Individuum wird, hervorbringt. Das Eindringen einer einzelnen Spore in den Fliegenleib ist nichts Unbegreifliches, wohl aber etwas leicht Uebersehbares; möglicherweise sind jene zahllosen in der geschlossenen Leibeshöhle gezeugten Empusasporen die secundäre oder tertiäre Brut einer einzigen, die vielleicht durch eine Trachea Eingang in das

Innere des Körpers fand. Es berechtigt und nöthigt zu einem solchen Skepticismus besonders der Umstand, dass es im Bereich der Thierwelt ähnliche Thatsachen, das Vorkommen von Entozoen in völlig geschlossenen Leibeshöhlen, waren, auf welche sich die Vertheidiger thierischer Urerzeugung stützten, dass dieselben aber jetzt wohl sämmtlich durch die wichtigen Beobachtungen über Generationswechsel zu Gunsten der elterlichen Zeugung aufgeklärt sind. Ueberhaupt können wir uns in Bezug auf die Thatsachen, um welche bei der thierischen *generatio aequivoca* der Streit sich dreht, kurz fassen.[4] Während man in älterer Zeit sogar Amphibien und Fische unter Umständen aus faulenden organischen Gebilden hervorgehen liess, wurden mit dem Fortschritt der Forschungsmittel und Methoden diese groben Irrthümer einer nach dem anderen aufgeklärt, und es blieben die Eingeweidewürmer und Infusorien allein, welchen lange Zeit allgemein die Möglichkeit spontaner Entstehung als ein Privilegium zugesprochen wurde. Es basirte sich aber diese Annahme nicht auf eine einzige directe Beobachtung, welche an Glaubwürdigkeit und Beweiskraft nur entfernt mit jener Cienkowski'schen vergleichbar wäre, sondern leider nur auf negative Gründe, die schon als solche von sehr bedingtem Werth sind. Diese Gründe waren vor allen Dingen aus dem Vorkommen solcher Thiere an Stellen hergeleitet, zu denen man sich weder das Vordringen des entwickelten Thieres, noch das Einwandern eines Keimes erklären konnte. Die massenhafte Entwicklung von Infusorien in jedem Aufguss, in welchem zu Anfang kein einziges Exemplar derselben aufzufinden ist, das Vorkommen einzelner Parasiten im Inneren des Thierkörpers, selbst in geschlossenen Höhlen, wie innerhalb der Blutgefässe, oder in der Augenkammer: das sind die Thatsachen, für welche in der Annahme der Urerzeugung die bequemste Erklärung lag. Mit Recht sagt Leuckart, dass mit solcher Erklärung der Knoten wohl zerhauen, aber nicht gelöst wurde. Unendlich wichtige Aufschlüsse, welche die neueste Zeit über die wunderbaren Lebensschicksale der in Rede stehenden niederen Organismen gebracht hat, bieten uns jetzt die Mittel zu einer befriedigenden Lösung des Knotens, zur Zurückführung des Ursprungs der Entozoen wie der Infusorien an allen Orten ihres Vorkommens auf eine Abstammung von gleichartigen Eltern. Es sind dies besonders die Entdeckungen über Wanderungen und Generationswechsel der Entozoen; wir wissen, dass die Eier der sogenannten Entozoen, nachdem sie die Zeugungsorgane ihrer parasitisch in höheren Thieren lebenden Eltern verlassen haben, erstens nicht unmittelbar zu gleich organisirten Geschöpfen sich entwickeln, sondern erst eine Reihe unvollkommener Zwischenstufen, die man früher für eigenthümliche Species hielt, durchlaufen, dass zweitens die Entwicklung dieser Keime durchaus nicht nothwendig an den Aufenthalt in denselben Organen, welche den Wohnort der Eltern bilden, gebunden ist, sondern dass die Eier als solche, oder in den niedrigsten Entwicklungsstadien den Wohnsitz der Eltern verlassen, ausserhalb desselben sich weiter entwickeln, neue Larvenformen annehmen, um endlich unter günstigen Umständen durch active oder passive Wanderungen wieder in den Körper

eines Thieres zu gelangen, um hier ihre Entwicklung zu vollenden. Das Vorkommen einzelner Entozoenindividuen in geschlossenen Höhlen hat alles Wunderbare und alle Beweiskraft für Urerzeugung verloren, seitdem Einwanderungen in solche Höhlen durch Einbohren vom Darmkanal oder äusseren Theilen aus durch directe Beobachtung nachgewiesen sind. Kurz, wenn wir auch nicht in jedem gegebenen Fall im Stande sind, die Herkunft eines Eingeweidewurmes zu ergründen, seine speciellen Schicksale bis zum Ursprung seines Keimes aus einem vielleicht unter ganz anderen Verhältnissen lebenden Mutterthier zurückzuverfolgen, so genügen doch die angedeuteten Momente vollkommen, jeden Gedanken an *generatio aequivoca* zurückzuweisen. Nicht besser steht es mit den vermeintlichen Beweisen, die man aus dem Vorkommen der Infusorien geschöpft hat. Auch für diese Thiere sind besonders durch Ehrenberg's unermüdliche Forschungen passive Wanderungen in solchem Umfange nachgewiesen, dass ihr Vorkommen an jedem Ort, der eben nur der Luft zugänglich ist, und günstige Verhältnisse für ihr Fortkommen gewährt, erklärlich ist. Es genügt, dass der Wind dem „Aufguss" einige wenige Exemplare zuführt, um die Erzeugung von Millionen auf elterlichem Vermehrungswege in kürzester Zeit zu veranlassen. Schliessen wir die Luft von einer solchen Infusion, die wir durch Kochen vorher von allen etwa bereits vorhandenen Infusorien befreit haben, ab oder führen wir derselben nur solche Luft zu, in welcher durch Glühen oder Leitung durch Schwefelsäure alle lebenden Organismen und Keime sicher getödtet sind, so entsteht in ihr niemals ein Infusorium, wenn auch alle vermeintlichen Bedingungen der Urerzeugung in reichstem Maasse vorhanden sind. Wollten wir mit Ehrenberg auch die Desmidieen und Diatomeen zu den Infusorien rechnen, während sie sicher weit richtiger als vegetabilische Organismen aufgefasst werden, so liessen sich aus deren Lebensverhältnissen Momente hervorheben, welche, so bestimmt man sie früher für die *generatio aequivoca* benutzte, bei genauerer Erforschung zu Beweisen gegen dieselbe sich gestaltet haben. Nur noch ein einziges interessantes Beispiel aus der Thierwelt. Man hat die wunderbare Beobachtung gemacht, dass zuweilen im Inneren der Zellen einer Vaucheria ein Räderthierchen vorkommt, ohne dass eine Oeffnung, durch welche dasselbe hineingelangt sein könnte, nachweisbar ist. Wie evident erscheint in diesem Falle die Urerzeugung! Wie einfach löst sich aber das Räthsel, wenn wir das Resultat der directen Beobachtung erfahren, dass das Thier in frühen Entwicklungsstadien durch kleine Oeffnungen der Zelle in deren Höhle sich einbohrt, und von ihrem Inhalt sich fortnährt, während die Wunden der Zellenwand wieder zuheilen. Die Moral dieses Beispiels ist einleuchtend, es lehrt, mit welcher Vorsicht wir bei der Beurtheilung solcher anscheinend unzweideutigen Erscheinungen und ihrer Verwerthung als Beweise zu verfahren haben. So viel zur Rechtfertigung unseres Ausspruches, dass das Vorkommen der *generatio aequivoca* in der Sphäre der thierischen Organismen zwar nicht unbedingt unmöglich, aber bis jetzt durch keine einzige sichere Erfahrung erwiesen ist.

Die elterliche oder homogene Zeugung, die Umbildung eines Theiles des individuellen Organismus zum neuen Individuum, ist nicht ein einfacher bei allen Thierarten gleicher Vorgang, sondern kann auf wesentlich verschiedene Weisen realisirt werden. Man unterscheidet folgende zwei Hauptarten der Zeugung: 1) die geschlechtliche oder doppelgeschlechtliche und 2) die ungeschlechtliche Zeugung, und gründet diese Unterscheidung auf folgende Momente. Bei der geschlechtlichen Zeugung ist es ein eigenthümlicher Theil von besonderer histiologischer und chemischer Beschaffenheit, welcher zur Umwandlung in einen neuen Organismus bestimmt ist, und zwar ausschliesslich diese eine Bestimmung, im individuellen Haushalt keine Function hat. Eben dieser Theil, welcher als Ei oder weibliche Keimzelle bezeichnet wird, und gewisse wesentliche Charaktere durch die ganze Thierreihe beibehält, wird in dem Organismus in ganz besonderen, lediglich für diesen Zweck bestimmten Apparaten, den sogenannten weiblichen Keimdrüsen oder Ovarien, bereitet. Damit dieser Keim jene Reihe von Umgestaltungen eingehe und vollende, deren Endresultat ein neues Individuum ist, bedarf er der materiellen Einwirkung eines zweiten Stoffes, des sogenannten Saamens, einer wiederum ganz eigenthümlichen, durch besondere Formelemente charakterisirten, lediglich für die Fortpflanzung bestimmten Stoffmischung, welche ebenfalls in besonderen Apparaten, den männlichen Keimdrüsen oder Hoden, bereitet wird. Das Wesentliche der geschlechtlichen Zeugung besteht demnach in der nothwendigen Vereinigung zweier besonders gebildeter thierischer Producte, des Eies und Saamens; man bezeichnet den Act dieser Vereinigung, den Hinzutritt des Saamens zum Ei, mit dem Namen Befruchtung, dem entsprechend die in Rede stehende Zeugungsart als Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Freilich müssen wir schon im Voraus andeuten, dass über die unbedingte Nothwendigkeit der Befruchtung zur Entwicklung des Eies noch gestritten wird, indem Einige behaupten, dass bei gewissen Thieren unter besonderen Umständen das Ei auch ohne die Beimengung der Saamenelemente die ganze Reihe der Entwicklungsvorgänge bis zur Vollendung eines lebenden Individuums durchlaufen könne. Es giebt eine Reihe von Beobachtungen, welche dieser Annahme das Wort reden; indessen ist unter denselben bei gewissenhafter Kritik unseres Erachtens keine zu finden, welche unumstössliche Beweiskraft besässe. Wir stossen hier auf ähnliche Verhältnisse, wie bei der Urerzeugungsfrage, manches scheinbar unzweideutige evidente Beispiel der Entwicklung eines unbefruchteten Eies hat sich bei weiterer Untersuchung ebenso einfach aufgelöst, wie das räthselhafte Erscheinen eines Räderthierchens in der geschlossenen Vaucheriazelle, indem sich der Act der Befruchtung nur als übersehen herausgestellt hat. Thatsache ist, dass das Ei die ersten Stadien der Entwicklungsveränderungen ohne Beihülfe des Saamens durchläuft, allein zur weiteren Fortführung und Vollendung derselben scheint der Zutritt des zweiten Bedingungsgliedes, des Saamens, *conditio sine qua non* zu sein. Ein directer Beweis für die Unmöglichkeit einer Entwicklung ohne Be-

fruchtung lässt sich ebensowenig führen, als für die Unmöglichkeit der Urerzeugung; an die Möglichkeit der Führung dieses Beweises könnte erst dann gedacht werden, wenn wir einigermaassen exacte Kenntnisse von dem Wesen der Einwirkung der Saamenbestandtheile auf den Eiinhalt besässen. Es ist aber auch daran zu zweifeln, ob man diesen Beweis als ein Postulat betrachten darf, da wir überhaupt Zeugungsvorgänge kennen, bei welchen der zur Entwicklung bestimmte Theil keiner Beihülfe eines zweiten thierischen Stoffes bedarf, da uns die Pflanzenphysiologie bei gewissen niederen Organismen unzweifelhaft eine Entwicklung unbefruchteter Keime (Sporen), welche, wie die Eier der Thiere, eigenthümliche lediglich zur Fortpflanzung dienende Formelemente sind, lehrt.[5] Sollte sich die Möglichkeit einer solchen unbefruchteten Entwicklung der Thiereier (Parthenogenesis) sicher erweisen lassen, so verlöre natürlich der Saame seinen hohen Werth als wesentliches Bedingungsglied der geschlechtlichen Zeugung, und sänke zu der untergeordneten Bedeutung eines wichtigen Unterstützungsmittels herab. Die geschlechtliche Zeugung, wenn anders sie dann noch so bezeichnet werden dürfte, würde nur noch durch die eigenthümliche Beschaffenheit der Keime, deren ausschliessliche Bestimmung zur Fortpflanzung und eigenthümliche Production in besonderen Apparaten charakterisirt.

Wir können nicht umhin, zur richtigen Würdigung von Ei und Saamen einige allgemeine Andeutungen vorauszuschicken, die in den folgenden Specialerörterungen weiter ausgeführt und bewiesen werden sollen. Saamen und Ei sind keineswegs Gegensätze, wie Nord- und Südpol, oder Säure und Basis, die zu einem Salz sich verbinden, Bezeichnungen, die man in der Zeit der naiven naturhistorischen Anschauungen in grosser Mannigfaltigkeit ausgesprochen und als physiologische Wahrheiten gepriesen findet. Ein Blick auf die Genese der Zeugungsstoffe und die vergleichende Morphologie ihrer Bereitungsorgane drängt uns zu der Ueberzeugung, dass beide einander sehr nahe verwandte Producte des Organismus sind, dass kleine Modificationen einer und derselben bildenden Thätigkeit, vielleicht durch sehr geringfügige äussere Umstände veranlasst, hier die Anlage einer männlichen Keimdrüse, dort einer weiblichen, hier die Ausbildung der nächsten in Zellen bestehenden Producte der Drüsen zu Eiern, dort zu Saamen bedingen. Den unumstösslichen Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung von Ei und Saamen als Modificationen identischer Bildungen liefert die Untersuchung gewisser niedriger Thiere, bei denen wir nicht allein männliche und weibliche Keimdrüsen als ganz gleich gebaute Schläuche finden, sondern auch ihren Inhalt bei beiden Geschlechtern aus völlig gleichen Zellen bestehen, ja sogar die ersten weiteren Veränderungen dieser Zellen, eine mit dem Namen Furchung belegte endogene Zellbildung in ihnen, bei beiden in ganz gleicher Weise verlaufen sehen. Einen nicht weniger bündigen Beweis liefert die Entwicklungsgeschichte, indem sie uns zeigt, dass es geringe Modificationen des Bildungsganges sind, welche aus einer ursprünglich bei allen Embryonen identischen Anlage hier einen männlichen, dort einen weiblichen Zeugungsapparat schaffen. Weiter müssen wir vorausschicken, dass die in

der Production von Saamen und Ei bestehenden Zeugungsthätigkeiten des thierischen Organismus durchaus nicht etwa in dem Sinne specifische sind, dass sie den Processen des individuellen Lebens als eine besondere wesentlich verschiedene Klasse gegenübergestellt werden dürften. Die physikalisch-chemischen Kräfte, welche die Secretionen der als Saamen und Ei bezeichneten Stoffmischungen und das Zusammentreten dieser Stoffe zu bestimmten Formelementen vermitteln, sind keine anderen, als die, als deren Resultat wir alle die übrigen Glieder der Processkette des thierischen Lebens nachgewiesen haben. Ei und Saamen sind Drüsensecrete, wie Speichel und Harn; es sind Abgaben des Blutes durch die Wände der Drüsengefässe und ihre qualitative und quantitative Zusammensetzung hängt von dem Vorhandensein und dem Grad derselben Momente ab, welche wir die Natur der Abgabe des Blutes in anderen Organen, Parenchymen und Drüsen bestimmend angenommen haben. Speciell die Beschaffenheit dieser Momente für die Absonderungsthätigkeit der Keimdrüsen und ihre Differenzen anderen Secretionsheerden gegenüber anzugeben, sind wir gänzlich ausser Stande aus Gründen, die in der Lehre vom Stoffwechsel wiederholt zur Sprache gekommen sind. Dass diese Differenzen keine beträchtlichen sind, dürften wir aus dem Umstand entnehmen, dass Ei und Saamen in Bezug auf ihre Mischung und Form durchaus nicht etwa völlig fremdartig den übrigen Geweben und Säften des Organismus gegenüberstehen. Wahrscheinlich ist kein einziger chemischer Bestandtheil des Eies oder Saamens demselben eigenthümlich, sondern alle finden sich auch anderwärts im thierischen Organismus, insbesondere im Blute, aus welchem sie die Keimdrüsen unverändert entlehnen, nicht erst bilden, wie andere Drüsen. Die morphologische Constitution des Eies unterscheidet sich nur unwesentlich von der anderer Zellen, während wir die der Saamenelemente allerdings als eine ganz eigenthümliche kennen lernen werden. Nach dem bekannten, nicht genug zu urgirenden Gesetze, dass die physiologische Function jedes thierischen Gebildes ausschliesslich und nothwendig von dessen physikalischen und chemischen Eigenschaften abhängt, müssen wir auch die so abweichenden Schicksale von Ei und Saamen, die Umbildung ihres vereinigten Materials zu einem neuen Individuum als Resultat ihrer Structur und Mischung betrachten, und von einer künftigen Physiologie die Lösung des grossen Räthsels erwarten, in welcher Weise scheinbar so geringfügige Differenzen dieser Eigenschaften so himmelweit verschiedene Effecte bedingen können.

Die ungeschlechtliche Zeugung ist der geschlechtlichen gegenüber dadurch charakterisirt, dass nicht ein bestimmtes, lediglich für die Fortpflanzung gebildetes Product des Mutterkörpers zum neuen Individuum wird, sondern irgend ein Bestandtheil desselben, welcher zum individuellen Organismus gehört und in demselben functionirt; dass zweitens dieser Theil nicht des Hinzutrittes eines zweiten, wiederum lediglich zu diesem Zweck gebildeten Bedingungsgliedes bedarf, um seine Umgestaltung zum neuen Geschöpf zu vollführen. Es liegt auf der Hand, dass durch diese Definition keineswegs eine bestimmte Form der Zeugung

bezeichnet ist, dass je nach der Art des zur Fortpflanzung verwendeten Theiles des Mutterkörpers und nach der Art seiner Umgestaltung und Selbstständigwerdung verschiedene Arten der ungeschlechtlichen Zeugung möglich sind. Man unterscheidet gewöhnlich zwei Unterarten: die Fortpflanzung durch **Theilung** und durch **Knospenbildung**, jenachdem ganze, ausgebildete, mit den wichtigsten Apparaten des Lebens versehene Abschnitte des Mutterkörpers sich abschnüren, loslösen und durch verhältnissmässig geringe Umwandlungen zu einem vollendeten Organismus sich entwickeln, oder ein Theil der Körperwandung durch besondere Wachsthumsverhältnisse zu einer sich abschnürenden, und endlich durch Ablösung selbstständig werdenden Knospe umgeschaffen wird. Beide Zeugungsarten sind indessen nicht streng zu scheiden; in Wirklichkeit kommen Uebergangsformen vor, die mit demselben Recht der einen oder der anderen zugerechnet werden können. Ein näheres Eingehen auf die Vorgänge der ungeschlechtlichen Zeugung liegt ausserhalb unserer abgesteckten Gränzen. Wir bemerken nur noch, dass gerade diese Vorgänge, die sich so eng und nahe an das individuelle Wachsthum anschliessen, recht deutlich beweisen, wie wenig man berechtigt ist, die Zeugungsthätigkeit des Organismus überhaupt als specifische, den individuellen Lebensprocessen gegenüberstehende zu betrachten.

[1] Cienkowski, *zur Genesis eines einzelligen Organismus*, *Bulletin de l'acad. de sc. de Pétersbourg* 1856, pag. 359. — [2] Cohn, *die Entw. von Empusa muscae*, *Separatabdruck aus den Nov. Act. C. C. L.* 1856. Die interessanten Cohn'schen Beobachtungen sind kurz folgende. Im Herbst pflegt häufig eine eigenthümliche Epidemie die Fliegen zu befallen und in Massen zu tödten. Man findet die todten Fliegen an Fenstern, Wänden etc. in der Stellung der lebenden mit gespreizten Beinen, nur zuweilen mit verkrümmtem Körper, regelmässig aber mit aufgetriebenem Hinterleib. Bei näherer Betrachtung findet man theils an den Fliegen Ringe einer zarten staubförmigen weissen Masse, theils in der Umgebung einen weissen Staub ausgestreut. Es besteht das Wesen dieser tödtlichen Krankheit in der massenhaften Entwicklung eines eigenthümlichen, sehr einfach organisirten Pilzes, *Empusa muscae* von Cohn genannt, in der Leibeshöhle der Fliegen. Nach dem Tode zeigt sich dieser Pilz in vollendeter Ausbildung; man findet innerhalb des Leibes einen engverflochtenen Filz zahlreicher aus je einer langgestreckten Zelle bestehender Pilzindividuen mit krümlichem ölreichen Inhalt. Jede solche Zelle trägt eine zweite, welche als konischer Faden auf der Aussenfläche der Fliegenhaut sitzt, und an ihrem freien Ende eine dritte rundliche Zelle trägt. Letztere schnürt sich zuletzt von dem Pilz ab, und wird als Spore von demselben fortgeschleudert; jener weisse Staub in der Umgebung der todten Fliegen besteht lediglich aus diesen abgeschleuderten Sporen. Cohn hat nun die Entwicklung dieser Parasiten bis zu ihren ersten Anfängen zurückverfolgt, und in derselben Momente gefunden, welche die Annahme der *generatio aequivoca* scheinbar nothwendig machen. Es entwickelt sich die Pilzmasse aus zahllosen ausserordentlich kleinen rundlichen Zellen, die man als einen weissen Saft zwischen den Eingeweiden in der ringsgeschlossenen Leibeshöhle findet, welche sich aber in Ansehen und Grösse wesentlich von jenen äusseren, vom entwickelten Pilz gebildeten grossen Sporen unterscheiden. Diese Zellen wiederum lässt Cohn aus einer eiweiss- und fettreichen Flüssigkeit durch Aggregation der Molecüle derselben ohne Mitwirkung von Kernen und späterer Abgränzung nach aussen durch eine Membran in der Leibeshöhle entstehen, also durch Urerzeugung, nicht aus Sporen, welche von gleichbeschaffenen mütterlichen Organismen herstammten. Er rechtfertigt diese Annahme erstens aus den mitgetheilten directen Beobachtungen, indem er besonders die Verschiedenheit der ersten Anfänge der Pilze von den eigentlichen Sporen derselben hervorhebt, zweitens aus der Unmöglichkeit, ein Eindringen so massenhafter Sporen von aussen in die geschlossene Höhle nachzuweisen oder nur einen denkbaren Weg für diese massenhafte Einwanderung namhaft zu machen. Er weist auf die Wahrscheinlichkeit hin, dass die unter dem Namen Muscardine bekannte tödtliche Krankheit

der Seidenraupen, welche ebenfalls auf der inneren Entwicklung eines Pilzes, *Botrytis Bassiana*, beruht, ein vollständiges Seitenstück zu der beschriebenen Fliegenkrankheit sei. Es lässt sich nicht läugnen, dass diese Thatsachen eine ausserordentliche Ueberzeugungsgewalt zu Gunsten der Urerzeugung besitzen, allein als directe Beweise für dieselbe können sie nicht gelten. So unwahrscheinlich das Eindringen von Sporen in solcher Zahl von aussen, so haben wir doch keinen Beweis für die Unmöglichkeit desselben; ja es giebt sogar Thatsachen in der Entwicklung anderer Pilze, welche jene Unwahrscheinlichkeit beträchtlich vermindern. Es sind dies die im Text schon angedeuteten interessanten Beobachtungen von Tulasne. — [3] Tulasne, *über eine Art von Generationswechsel bei den Brandpilzen* (*mém. sur les Uredinées et les Ustilaginées*, *Ann. d. scienc. nat.* 4. Sér. Tome II. pag. 77), wies nach, dass eine einzelne Spore derselben zunächst eine secundäre, und diese wieder eine tertiäre Brut von Sporen, die ganz verschieden von der primären sind, aus sich entwickelt, und erst diese tertiäre Brut ein Mycelium bildet. Etwas Aehnliches ist auch für die Empusa denkbar, und es würde ein solcher Generationswechsel dem massenhaften Auftreten eigenthümlicher, von den bekannten Sporen verschiedener Entwicklungszellen in der Leibeshöhle alles Räthselhafte benehmen. Wie leicht könnte eine einzelne Spore durch eine Trachea oder auf anderem Wege in die Höhle dringen, und hier durch jene eigenthümliche Vermehrung die von Cohn beobachteten, scheinbar durch Urerzeugung entstandenen Anfänge der Pilze schaffen. Es bleibt dies vorläufig eben nur eine Möglichkeit, welche aber, so lange die Annahme der Urerzeugung nur auf negative Gründe sich stützt, die vollste Beachtung verdient, und ebensoviel gegen als jene negativen Gründe für die *generatio aequivoca* beweist. — [4] Vergl. besonders die unbefangene Darstellung von Leuckart a. a. O. pag. 991. Derselbe macht darauf aufmerksam, dass man den früheren Versuchen von Schwann und Helmholtz (*über das Wesen der Fäulniss und Gährung*, Mueller's *Arch.* 1843, pag. 453) die volle Beweiskraft gegen Urerzeugung vielleicht darum absprechen könnte, weil bei denselben durch das Glühen der Luft etc. möglicherweise auch die Lebensbedingungen für etwaige spontan entstehende Infusorien aufgehoben werden. Obwohl dieser Scrupel Leuckart's für die Mehrzahl jener Versuche sicher unnöthig ist, stellte derselbe doch eine Reihe neuer Versuche in folgender Weise an. Er füllte Flaschen mit Infusionen von Fleisch, Mehl, Heu, und Fruchtsäften, kochte dieselben und versiegelte sie; es entwickelten sich niemals Infusorien in denselben, während eine reichliche Entstehung derselben sich in mit gleichen Infusionen erfüllten offenen Näpfchen zeigte. Da man die Nichtentstehung von thierischen Organismen in geschlossenen Gefässen auf den Mangel an Sauerstoffzutritt als Lebensbedingung schieben könnte, brachte Leuckart dieselben Substanzen mit frischem Quellwasser in Flaschen und versiegelte diese, ohne vorher zu kochen. In vielen dieser Gefässe entstanden trotz der mangelnden Sauerstoffzufuhr zahlreiche Pilze und Infusorien, deren Keime jedenfalls im Luftraum der Gläser vorhanden waren. Endlich stellte Leuckart Versuche in der Art an, dass er die mit gekochten Infusionen gefüllten Gläschen mit Blase verschloss, welche zwar den Durchgang körperlicher Elemente hindert, aber einen Austausch der inneren und äusseren Luft gestattet. In keinem Falle zeigte sich Infusorienbildung im Inhalt der Gläschen. — [5] Auch in der Pflanzenphysiologie ist die Frage nach der Möglichkeit und dem Vorkommen unbefruchteter Entwicklung bei doppelgeschlechtlichen Phanerogamen eine brennende; steht aber in keinem vorgerückteren Stadium als bei den Thieren. Es giebt allerdings auch hier eine Menge ganz wunderbarer Thatsachen, welche auf den ersten Blick als die evidentesten Beweise unbefruchteter Entwicklung erscheinen, und wo doch theils bei unbefangener Betrachtung die negative Beweisführung nicht befriedigt, theils sogar directe Gegenbeweise mit positiven Thatsachen geführt sind. Eine grosse Rolle in dieser Frage spielen die Euphorbiaceen, über welche sich die Beobachtungen einer anscheinend ohne Befruchtung vor sich gehenden Embryonalbildung im Ei häufen. Das grösste Aufsehen haben dagegen die von den gewichtigsten Zeugen verbürgten Beobachtungen an *Coelobogyne ilicifolia* erregt. Man fand hier nämlich regelmässig Embryonalbildung in den Eichen von Exemplaren, welche nur weibliche Blüthen trugen, und gänzlich ausser Verkehr mit männlichen Exemplaren gesetzt waren. So unzweideutig diese Thatsache erschien, ist dennoch ihrer Beweiskraft neuerdings durch Deeke ein tödtlicher Stoss versetzt worden, indem derselbe bei dieser Pflanze unter ganz gleichen Umständen doch Pollenschläuche, welche zu den Eiern vorgedrungen waren, fand. Wo sie hergekommen, ist ein Räthsel, ob vielleicht gewisse Zellen der weiblichen Blüthe doch die Rolle des befruchtenden Princips übernehmen können, oder was sonst ihr Ursprung sei, für die unbefruchtete Entwicklung hat diese Pflanze ihre Bedeutung ganz verloren; nur insofern nicht, als sie

die grösste Vorsicht bei der Deutung anderer Data einschärft. In Frankreich hat man über die Frage experimentirt, weibliche Blüthen von den männlichen isolirt, oder ihre Griffel abgeschnitten, und doch Embryonen gefunden; allein man ist zu dem Misstrauen vollkommen berechtigt, ob wirklich absolute Isolation stattgefunden, während das Eindringen von Pollenschläuchen auch ohne Narbe und Griffel durch die Wunde sicher als etwas leicht Mögliches erscheint.

§. 279.

Von der Fruchtbarkeit. Schon eine oberflächliche Betrachtung lehrt, dass die Productivität, d. h. die Zahl der von einem Individuum in gegebener Zeit producirten Keime neuer Geschöpfe bei den verschiedenen Arten der Thiere in enormem Grade verschieden ist. So lässt sich, um ein Paar extreme Beispiele zu nennen, beweisen, dass, während der Mensch jährlich einen Keim zur Entwicklung zu bringen vermag, der Elephant sogar nur innerhalb 3—4 Jahren ein Junges erzeugt, auf der anderen Seite ein Bandwurm oder eine Auster im Zeitraum eines Jahres etwa eine Million Eier producirt. Es ist von grösstem Interesse, diese Differenzen der Fruchtbarkeit etwas specieller durch die ganze Thierreihe zu verfolgen, und einestheils dieselben auf ihre physiologischen Ursachen zurückzuführen, so weit dies möglich ist, andererseits entweder auf teleologischem Wege die Nothwendigkeit der für die einzelnen Arten empirisch festgestellten Productivitätsgrössen zu begründen, oder, was auf Eins herauskommt, die Verhältnisse aufzusuchen, welche trotz jener enormen Differenzen die continuirliche Erhaltung einer im Mittel gleichen Individuenzahl bei allen Arten der Thiere bewirken. Leuckart hat zuerst die hierzu nöthigen Daten mit grosser Sorgfalt zusammengestellt und ihre Deutung von den eben genannten Gesichtspunkten aus versucht; das Beste, was wir geben können, ist daher ein Auszug seiner trefflichen Darstellung.

Es ist eine in die Augen fallende Thatsache, dass bei keiner Thierart das Zeugungsvermögen auf ein solches Minimum reducirt ist, dass die von den vorhandenen Individuen producirten Keime eben nur die Zahl der in gleicher Zeit dem Tode anheimfallenden Individuen decken könnten, mit anderen Worten, dass je zehn Individuen nur einer Production von gerade zehn Keimen fähig wären, um ihren eigenen Verlust zu compensiren, und diese wieder durch zehn Keime zweiter Generation den durch ihren Tod bedingten Ausfall auszugleichen vermöchten. Durchgängig finden wir, wenn wir als Maassstab der Productivitätsgrösse die Zahl der von einem Individuum gebildeten Keime annehmen, einen so grossen Ueberschuss über jenes Minimum, dass, wenn alle diese Keime wirklich zu neuen Individuen ausgebildet würden, die Zahl der Repräsentanten einer Art in Kurzem um das Hundertfache bis Millionenfache vermehrt werden müsste. Da indessen bei keiner Art alle in den Ovarien gebildeten Keime in die zu ihrer vollständigen Entwicklung nothwendigen Bedingungen gebracht werden, so z. B. beim menschlichen Weibe von der enormen Zahl entwicklungsfähiger Keime, welche von einem Indi-

viduum durch den langen Zeitraum von etwa 34 Jahren hindurch regelmässig je einer in Intervallen von 28 Tagen ihre Bildungsstätte verlassen, nur einige wenige, im Durchschnitt 4—6 wirklich befruchtet und zur Entwicklung gebracht werden, müssen wir als richtigeren Maassstab für die Grösse der Fruchtbarkeit die Zahl der wirklich zur Entwicklung gebrachten Keime aufstellen, sobald es sich um eine Verwerthung dieser Zahlen für die allgemeinen statistischen Verhältnisse des Thierstaates handelt. Aber auch nach diesem reducirten Maassstab stellt sich eine bei allen Arten jenes Minimum weit überbietende Fruchtbarkeit heraus, wie am besten LEUCKART's Tabelle lehrt.[1] Suchen wir nun zunächst die physiologischen Momente auf, welche die verschiedenen Grade der Fruchtbarkeit bedingen. Die Fruchtbarkeit eines Thieres ist offenbar um so grösser, je beträchtlicher die Menge des von ihm producirten Bildungsmaterials, und zweitens je grösser die Anzahl neuer Individuen, welche aus einer gegebenen Quantität jenes Materials entstehen, mit anderen Worten, je geringer die aus dem mütterlichen Material bestrittenen Bedürfnisse je eines Keimes.[2] Beide Factoren sind in so enormem Umfange bei verschiedenen Thieren verschieden, dass eben aus den Combinationen verschiedener Grössen derselben alle die wirklich vorhandenen Differenzen der Fruchtbarkeit resultiren. Was den ersten Factor, die Menge des vom Mutterthier producirten Fortpflanzungsmateriales betrifft, so müssen wir von der Anschauung ausgehen, dass dieses Material eine Ausgabe des individuellen Haushaltes ist, welche seinem eignen Bestand nicht zu Gute kommt. Zur Bestreitung derselben bedarf es daher eines Ueberschusses der Einnahmen über dasjenige Quantum, welches der Unterhalt des individuellen Lebens in Anspruch nimmt, wenn letzteres nicht durch Entziehung eines Theiles seiner Subsistenzmittel zu Gunsten des Lebens der Gattung beeinträchtigt werden soll. LEUCKART hat die Menge dieses Ueberschusses für eine grosse Reihe thierischer Haushaltungen direct zu bestimmen gesucht, indem er bei den einzelnen Gattungen das Gewicht eines Mutterthieres und das Gewicht eines Keimes in dem Zustande, in welchem er den mütterlichen Organismus verlässt, d. i. also die Menge des zu einem neuen Individuum verwendeten mütterlichen Materials und die Zahl der im Zeitraum eines Jahres producirten Nachkommen bestimmte. Multiplicirt man das Gewicht eines Nachkommen mit der Zahl der jährlich producirten, so erfährt man die absolute Menge des jährlich von einem Individuum erübrigten Zeugungsmaterials, also die gesuchte Ausgabegrösse, welche man nun noch, um vergleichsfähige Werthe zu erhalten, sämmtlich auf ein gleiches Maass, d. i. auf die Gewichtseinheit des Mutterthieres zu reduciren hat. Es versteht sich von selbst, dass man auf diese Weise nur sehr ungefähre Werthe erhält, da die einzelnen Bestimmungen zum Theil nur approximativ ausführbar sind, und beträchtliche Schwankungen bei verschiedenen Individuen derselben Art vorkommen. Einige Beispiele aus LEUCKART's Tabelle zur Erläuterung der Berechnungsmethode und als Belege für die Resultate. Nehmen wir an, dass ein menschliches Weib von 55,000 Grmm. Gewicht jährlich einen Nach-

kommen von 4000 Grmm. producirt, so beträgt die jährliche Zeugungsausgabe 7,3 % des mütterlichen Organismus; bei einem Schwein von 90,000 Grmm. dagegen, welches jährlich etwa 20 Nachkommen von je 2400 Grmm., also in Summa 48,000 Grmm. Zeugungsmaterial liefert, 53 %, bei dem Meerschweinchen 200 %, bei der Maus sogar 295 %; unter den Vögeln beim Bussard 13 %, bei der Krähe 40 %, bei der Grasmücke 150 %, beim Leghuhn (von 900 Grmm. mit jährlich 100 Eiern à 44 Grmm.) 500 %; unter den Amphibien beim Frosch trotz der jährlichen Erzeugung von 2800 Nachkommen doch nur 15,5 %, bei der Ringelnatter bei 30 Nachkommen 45,5 %; unter den Fischen beim Stichling bei 180 Eiern 24,4 %, bei der Schleihe mit 15,000 Eiern 20 %, bei dem Häring mit 47,000 Eiern 23 %. Es fragt sich nun, von welchen Momenten im individuellen Haushalt die mögliche Grösse der Ersparnisse abhängt, welche Umstände z. B. beim Leghuhn die jährliche Erübrigung des Fünffachen seines Körpergewichts für die Zeugungsausgaben möglich machen, während letztere beim Menschen und vielen Thieren nur bis zu einem kleineren oder grösseren Bruchtheil des Körpergewichts erschwungen werden können. Im Allgemeinen lautet Leuckart's Antwort hierauf: „Je günstiger sich das Verhältniss zwischen Erwerb und Verbrauch, die Bilanz zwischen den Einnahmen und Ausgaben gestaltet, desto schneller wird ein Ueberschuss herbeigeschafft, desto mehr das zurückgelegte Capital in bestimmter Zeit anwachsen.“ Trefflich weist er sodann die speciellen Branchen des individuellen Haushalts nach, von denen hauptsächlich die Gestaltung der Bilanz bestimmt wird. Die kostspieligste Function des thierischen Organismus ist die Bewegung; die Ernährung der Muskeln, der Wiederersatz ihrer durch die Thätigkeit umgesetzten Bestandtheile beansprucht das meiste Material, und bestimmt mittelbar die Grösse der meisten übrigen Ausgaben. Je grösser die Last des fortzubewegenden Körpers, je umfangreicher, energischer, häufiger und anhaltender die durch die Lebensweise, Nahrungserwerb u. s. w. nothwendig gemachten Bewegungen, desto beträchtlicher ist der Consum an Ernährungsmaterial für die Muskeln. Es erklärt sich daher die geringere Menge des Zeugungsmaterials bei grösseren Thieren überhaupt aus dem ungünstigen Verhältniss zwischen der zu bewegenden Masse und der Grösse der Bewegungskraft, da mit der zunehmenden Grösse das Körpergewicht im Cubus, die Bewegungskraft, welche dem Querschnitt der Muskeln proportional ist, nur im Quadrat wächst. Die genannten Umstände erklären ferner die grössere Productivität eines Leghuhns der eines Zugvogels, oder noch mehr derjenigen einer Fledermaus gegenüber, welche gewisse bei den Vögeln die Anstrengung beim Fliegen vermindernde Organisationsverhältnisse entbehrt. Es erklärt sich ferner aus dem Bewegungsaufwand die ausserordentlich geringe Productivität eines Zugpferdes u. s. w. Während so auf der einen Seite die unvermeidliche Grösse gewisser Ausgaben eine Ersparniss begünstigt oder beeinträchtigt, können wir auf der anderen Seite die factischen Fruchtbarkeitsdifferenzen zu einem guten Theil auch auf die günstigen oder ungünstigen Verhältnisse der Einnahmen zurückführen. Wären die

Zuflussquellen des Organismus unbeschränkt, so dass unter allen Umständen eine beliebige Anpassung derselben an das Ausgabebudget möglich wäre, so würden auch mit Leichtigkeit selbst bei den ungünstigsten Verhältnissen des letzteren Ueberschüsse zur Bildung von Zeugungsstoffen erzielt werden können. Allein dem ist nicht so. Erstens sind der Einnahmefähigkeit gewisse Gränzen durch die Organisation gesteckt; der Thierkörper kann nur ein bestimmtes Maximum in der Zueigenmachung äusserer Stoffe erreichen, dasselbe aber trotz der ungehinderten Zufuhr von Nahrungsmitteln in den Darmkanal nicht übersteigen. Es bedarf nur eines Hinweises auf die zu Tage liegenden Ursachen dieser Beschränkung; die Menge und Verdauungskraft der secernirten Darmsäfte, die Grösse der Resorptionsfläche des Darmrohres u. s. w. setzen durch ihre eigene bestimmte Begränzung dem Einnahmequantum eine bestimmte unübersteigliche Schranke. Zweitens liegt es an mannigfachen äusseren Verhältnissen, dass durchaus nicht immer das mögliche Einnahmemaximum wirklich erreicht wird, und drittens ist bei manchen Thieren der Erwerb der Einnahme selbst mit Ausgaben verbunden, welche mit der Grösse der Einnahme steigen, und daher den Vortheil der vergrösserten Zufuhr theilweise aufheben. Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt sich die Erfahrung, dass die Productivität unserer Hausthiere mit der Reichlichkeit der Nahrung bis zu gewissen Graden gesteigert werden kann, dass *ceteris paribus* alle Thiere fruchtbarer sind, welche ihre Nahrungsmittel zu jeder Zeit in reicher Menge vorfinden, dieselben nicht erst unter Aufbietung beträchtlicher Muskelanstrengungen aufsuchen und sich aneignen müssen, dass demnach im Allgemeinen die Pflanzenfresser fruchtbarer als die Fleischfresser, unter letzteren die eigentlichen Raubthiere am wenigten productiv sind.

Weit grössere Differenzen als die Productivität der verschiedenen Thiergattungen an Bildungsmaterial bietet der zweite Factor der Fruchtbarkeit: die Grösse der embryonalen Bedürfnisse, mit anderen Worten, die Ausgabe des mütterlichen Organismus für je ein neues Individuum. Es lehrt dies schon eine oberflächliche Betrachtung, ein Vergleich der Verhältnisse beim Menschen, wo nicht allein die ganze Summe des jährlich producirten Zeugungsmaterials auf die Erzeugung eines einzigen Individuums verwendet wird, sondern ebendasselbe auch nach vollendeter Entwicklung längere Zeit Kostgänger des mütterlichen Organismus ist, mit den Verhältnissen beim Frosch z. B., bei welchem sich die jährlich verausgabten 15,5 % Zeugungsstoffe auf circa 2800 neue Individuen vertheilen, so dass auf eines derselben nur 0,008 % Material kommen. Leuckart hat eine Tabelle für die Grösse der embryonalen Bedürfnisse der verschiedenen Thiere unmittelbar aus den für die Productivität des Mutterkörpers benutzten Daten berechnet, indem er als Maass dieser Grösse das Gewicht eines neugeborenen Jungen oder Eies, in Procenten des Muttergewichts ausgedrückt, aufstellt. Es ergiebt sich diese Grösse, um einige Beispiele zu nennen, für den Menschen zu 7,3 %, für das Schaf 20 %, für das Meerschweinchen 8 %, für die Maus 8,5 %, für den Bussard 5,5 %, für die Krähe und das Haushuhn 5 %, für die

Grasmücke 10,8 %, bei der Ringelnatter 3,3 %, beim Frosch 0,008 %, beim Stichling 0,12 %, bei der Schleihe 0,0013 %, beim Häring nur 0,0005 %. Im Allgemeinen lehren diese und alle übrigen Zahlen der Leuckart'schen Tabelle unzweideutig, dass die Grösse der embryonalen Bedürfnisse mit der Vereinfachung der Organisation abnimmt. Als Mittelwerthe für die einzelnen Thierklassen berechnet Leuckart folgende Zahlen: bei den Säugethieren beträgt die in Rede stehende Grösse 10 %, bei den Vögeln 8 %, bei den beschuppten Amphibien 5 %, bei den nackten 0,312 %, bei den Plagiostomen 5 %, bei den Knochenfischen 0,09 %. Bei den wirbellosen Thieren stellen sich durchweg niedrige Werthe heraus. Je grösser die Individuenzahl, auf welche der mütterliche Organismus das erübrigte Material vertheilen kann, desto grösser die Fruchtbarkeit; da dieses Verhältniss bei den niedrigen Thierklassen immer günstiger sich gestaltet, sehen wir auch im Allgemeinen die Fruchtbarkeit, d. h. die Zahl der von einem Individuum gelieferten neuen Individuen, beim Herabsteigen in der Thierreihe in enormem Grade zunehmen, trotzdem dass die Gesammtmenge des Bildungsmaterials bei niedrigen Thieren zum Theil geringer als bei Vögeln und Säugethieren ist. Inwiefern die Vereinfachung der Organisation die Grösse der embryonalen Bedürfnisse zu vermindern vermag, lässt sich nur in allgemeinen Andeutungen sagen. Je einfacher der Organismus, je weniger complicirt seine einzelnen Apparate, desto kürzer ist die Dauer des Entwicklungsprocesses, desto geringeres Material ist zu seiner Durchführung erforderlich. Es ist aber noch ein zweites Moment von wesentlichem Einfluss auf die Grösse der embryonalen Bedürfnisse, d. i. der Entwicklungsgrad, in welchem die Jungen geboren werden. Die Ausgaben der Mutter für je ein Individuum werden nothwendig um so geringer, je unvollkommener der Zustand, bis zu welchem der Keim die Bestreitung des Entwicklungsaufwandes von der Mutter beansprucht, gleichviel ob diese Entwicklungsstufe innerhalb des mütterlichen Organismus oder erst ausserhalb mit Hülfe der erhaltenen Mitgift erreicht wird. Der Mensch wird in vollendeter Entwicklung geboren, bezieht nicht allein bis zur Geburt, sondern auch nach derselben alles Ernährungsmaterial ausschliesslich von der Mutter, kein Wunder, wenn daher die embryonalen Bedürfnisse beim Menschen und den Säugethieren überhaupt sehr beträchtlich ausfallen; die Zahlen Leuckart's sind entschieden zu niedrig für dieselben, da sie ohne Berücksichtigung der enormen Ausgabe des mütterlichen Organismus an Milch zur Ernährung *post partum* berechnet sind. Einen auffallenden Beweis für das in Rede stehende Abhängigkeitsverhältniss liefert eine Vergleichung des Huhns und Frosches; bei ersterem betragen die embryonalen Bedürfnisse 5 %, bei letzterem nur 0,008 % des mütterlichen Körpergewichts. Es erklärt sich diese Differenz zu einem kleinen Theile aus der allgemeinen Verschiedenheit der Organisation beider Thiere, zum grössten Theil aber aus dem Umstande, dass das Huhn genöthigt ist, dem Ei das sämmtliche Material, welches dasselbe bis zur vollendeten Entwicklung des Embryo bedarf, mit an die Aussenwelt zu geben, während das Froschei nur eine

sehr kleine Mitgift zur Grundlegung für den Embryo erhält, das übrige Material dagegen von der Aussenwelt bezieht. Wahrscheinlich reicht das mütterliche Material nicht einmal vollständig bis zur Ausbildung jener unvollkommenen Larvenform, in welcher der Embryo das Ei verlässt, um eine eigene Wirthschaft anzufangen, aus selbstständigem Erwerb seine beträchtlichen weiteren Ausbildungskosten zu bestreiten. Eine solche stiefmütterliche Begabung des Eies vom Mutterkörper aus ist in höherem Grade bei Wasserthieren als bei Landthieren möglich, da das Wasser weit günstigere Verhältnisse für eine frühzeitige selbstständige Nahrungsaufnahme von aussen den noch unvollständig entwickelten Keimen oder Embryonen, oder „Larven" darbietet, als das Land. Aus diesem Gesichtspunkt sucht Leuckart die empirisch constatirte grössere Fruchtbarkeit der Wasserthiere im Allgemeinen den Landthieren gegenüber zu erklären.

So weit die physiologische Begründung der Fruchtbarkeitsdifferenzen; nur einen kurzen Blick auf die teleologische Seite der Frage. Stellen wir die Erhaltung einer jeden Thierart in einer ohngefähr gleichen Individuenzahl als Naturzweck hin, so werden wir *a priori* eine innige Proportionalität zwischen Vergänglichkeit und Productivität bei den einzelnen Arten erwarten. Wir werden eine um so grössere Fruchtbarkeit nothwendig finden, je schwieriger es den Keimen gemacht ist, die zu ihrer vollendeten Entwicklung erforderlichen äusseren Bedingungen zu finden, je mehr derselben zu Grunde gehen, bevor sie ihre Bestimmung, als Ersatzmänner der untergegangenen älteren Generationsglieder zu dienen, und selbst neues Material zur Erhaltung der Art zu liefern, erreicht haben. Bei einer Thierart z. B., wo im Durchschnitt von tausend Keimen nur einer wirklich zum vollkommenen zeugungsfähigen Individuum wird, erscheint uns die Begabung mit einer hundertfach grösseren Fruchtbarkeit am Platze, einer Art gegenüber, bei welcher von je zehn Keimen im Durchschnitt einer zur vollen Ausbildung und Functionirung im Haushalt der Art gelangt. Die äusseren Umstände, welche durch eine Erhöhung der Vergänglichkeit der Keime und der ausgebildeten Individuen eine entsprechende Höhe der Fruchtbarkeit fordern, sind sehr mannigfacher Art, und liegen bei vielen Thierarten so nahe, dass sich die teleologische Erklärung des bei ihnen vorhandenen Fruchtbarkeitsgrades aus diesen Umständen von selbst aufdrängt. So ist uns von diesem Standpunkt aus die ungeheure Fruchtbarkeit einer *Taenia* erklärlich, wenn wir bedenken, dass von Millionen aus dem Wohnort des Mutterthieres entleerten Keimen höchstens einigen wenigen es gelingt, nach Durchlaufung verschiedener Metamorphosen in einen gleichen Wohnort einzuwandern, um daselbst ihre Entwicklung zu vollenden. So wird uns eine grössere Fruchtbarkeit überall erklärlich erscheinen, wo wir eine heftige Verfolgung durch überlegene Feinde, eine mangelhafte Begabung mit Schutzmitteln gegen dieselbe (Waffen oder günstige Locomotionsverhältnisse, oder unzugängliche Zufluchtsorte) beobachten. Kurz, es dürfte vielleicht keine einzige Thierart sich finden, bei welcher kein einziger Anhaltepunkt in den allgemeinen Lebensverhältnissen für eine teleo-

logische Begründung ihres Fruchtbarkeitsgrades sich darböte; eine genauere Durchführung dieser Betrachtungen würde uns hier zu weit führen. Das evidente Resultat dieser durchgängig genauen Proportionalität zwischen Fruchtbarkeit und Vergänglichkeit ist die Thatsache, dass, so weit die Beobachtung zurückreicht, die Zahl der lebenden Wesen überhaupt, aber auch die Individuenzahl der meisten Gattungen sich weder wesentlich vermehrt noch vermindert hat. Wo die Statistik eine erhebliche Vermehrung einer einzelnen Art nachweist, findet sich regelmässig eine entsprechende Verminderung einer oder mehrerer anderer Arten, auf deren Kosten jene erste gewachsen ist; umgedreht compensirt sich jede Verminderung einer Art durch eine Vermehrung ihrer natürlichen Feinde.

[1] Wir entlehnen Leuckart's Tabelle (a. a. O. pag. 710) nur wenige Beispiele aus den verschiedenen Thierklassen, um die ungeheueren Differenzen der Fruchtbarkeit zu beweisen:

der Mensch	producirt	jährlich	1	Mal	1	Junges.
Katze	,,	,,	2	,,	3—6	,,
Hund	,,	,,	2	,,	4—9	,,
Pferd	,,	alle 2 J.	1	,,	1	,,
Elephant	,,	alle 3—4 J.	1	,,	1	,,
Schwein	,,	jährlich	2	,,	6—12	,,
Schaf	,,	,,	1—2	,,	1—2	,,
Hirsch	,,	,,	1	,,	1	,,
Hase	,,	,,	2—3	,,	2—5	,,
Kaninchen	,,	,,	5—8	,,	4—7	,,
Maus	,,	,,	4—6	,,	4—10	,,

Condor	producirt	jährlich	1	Mal	2	Eier.
Thurmfalk	,,	,,	1	,,	5	,,
Uhu	,,	,,	1	,,	2—3	,,
Elster	,,	,,	2	,,	4—5	,,
Staar	,,	,,	2	,,	5—7	,,
Sperling	,,	,,	2—3	,,	4—6	,,
Baumläufer	,,	,,	2	,,	6—10	,,
Strauss	,,	,,	—		12—18	,,
Fasan	,,	,,	1	,,	12—20	,,
Rebhuhn	,,	,,	1	,,	15—20	,,
Haushuhn	,,	,,	—		100 u. mehr	,,
Hausente	,,	,,	—		40—50	,,

Krokodil	producirt	jährlich	—		40—70	Eier.
Eidechse	,,	,,	1	Mal	8—12	,,
Ringelnatter	,,	,,	1	,,	20—35	,,
Seeschildkröte	,,	,,	1	,,	100—180	,,
Frosch	,,	,,	1	,,	2500—3800	,,

Zitterrochen	producirt	jährlich	2	Mal	2—6	Junge.
Hausen	,,	,,	etwa		3,000,000	Eier
Lachs	,,	,,	,,		27,000	,,
Barbe	,,	,,	,,		8000	,,
Schleihe	,,	,,	,,		290,000	,,
Stichling	,,	,,	,,		200	,,

Ganz ausserordentliche Differenzen finden sich in den verschiedenen Klassen der wirbellosen Thiere; so producirt unter den Mollusken die Gartenschnecke jährlich nur 30—70 Eier, die Auster 1,000,000; unter den Arthropoden der Seidenschmetterling jährlich 300—400, eine Biene etwa 10,000, Carcinus maenas bis 3,000,000 Eier, die Blattlaus in 8 Tagen 70—90 Junge. — [2] LEUCKART drückt das Abhängigkeitsverhältniss der Fruchtbarkeit f von der Menge des producirten Bildungsmaterials m und der Grösse der embryonalen Bedürfnisse n durch die Formel $f = \frac{m}{n}$ aus.

VON DER GESCHLECHTLICHEN ZEUGUNG.

ERSTES KAPITEL.

VON DEN GESCHLECHTERN.

§. 280.

Allgemeine Charakteristik der Geschlechter. Wir haben im Vorhergehenden das Wesen der geschlechtlichen Zeugung, welche uns im Folgenden ausschliesslich beschäftigen wird, in der nothwendigen Vereinigung zweier differenter thierischer Secrete, die als Saamen und Ei bezeichnet wurden, gefunden. Die Production des einen oder des anderen dieser beiden Secrete charakterisirt das *Geschlecht* eines individuellen Organismus, und zwar bildet die Secretion der als *Saamen* bezeichneten Mischung das wesentliche Merkmal des *männlichen Geschlechts*, die Bildung von *Eiern* das des *weiblichen Geschlechts*; Saamen und Ei werden dem entsprechend als *männliche und weibliche Geschlechtsstoffe* bezeichnet. Alle übrigen Geschlechtsverschiedenheiten, d. h. alle übrigen Eigenthümlichkeiten der Organisation und der Lebenserscheinungen, welche in verschiedener Art und verschiedenem Grade bei verschiedenen Thiergattungen constant mit der Existenz männlicher und weiblicher Geschlechtsstoffe bei einem Individuum verbunden sind, können nur als *unwesentliche* betrachtet werden. Es giebt Thiergattungen, bei welchen alle Geschlechtsverschiedenheiten auf die einzige allein charakteristische, das Vorhandensein von Eiern oder Saamen in den völlig gleich gebauten Geschlechtsdrüsen, reducirt sind. Es giebt ferner zahlreiche Gattungen, bei welchen der individuelle Organismus gar kein specifisches geschlechtliches Gepräge besitzt, indem derselbe gleichzeitig mit der Production beider Geschlechtsstoffe beauftragt ist. Wir wollen im Folgenden Bedeutung und Werth der wesentlichen und unwesentlichen Geschlechtsverschiedenheiten näher zu würdigen versuchen.

Obenan steht der scheinbar paradoxe Satz, dass *alle Geschlechtsverschiedenheiten ohne Ausnahme nur Modificationen iden-*

tischer, beiden Geschlechtern gemeinsamer Grundbildungen sind; es giebt keine dem männlichen oder weiblichen Geschlecht ausschliesslich angehörige Eigenthümlichkeit, welche nicht ein vollständiges Analogon im anderen Geschlecht aufzuweisen hätte. Selbst Saamen und Ei sind, wie schon angedeutet, nur verschiedene Entwicklungsproducte als identisch zu betrachtender Keimzellen, und diese wieder die Producte vollständig analoger aus identischer Anlage hervorgegangener Bildungsapparate. Wir werden unten die Beweise für diese Analogie von Saamen und Ei, Hode und Ovarium bei der Betrachtung ihrer Genese beibringen. Für alle übrigen Geschlechtsverschiedenheiten ist es leicht zu beweisen, wie sie mittelbar durch das Vorhandensein des einen oder des anderen Zeugungsstoffes, durch die Verpflichtung des individuellen Organismus, für die Herstellung aller Bedingungen, an welche die Erfüllung der physiologischen Aufgabe des ihm zuertheilten Keimstoffes geknüpft ist, zu sorgen, bedingt sind, ebenso leicht aber auch für jede solche männliche oder weibliche Zeugungseinrichtung das Analogon im anderen Geschlecht aufzufinden. Nur wenige Beispiele. Bei einer grossen Anzahl von Thieren ist das Zusammenkommen beider Geschlechtsstoffe innerhalb des weiblichen Organismus, ohnweit der Bereitungsstätte der Eier, nothwendig gemacht, sei es durch den Umstand, dass das befruchtete Ei seine vollständige Entwicklung innerhalb des weiblichen Organismus durchläuft, sei es durch die Umhüllung des Eies bei seinem Uebergang in die Aussenwelt mit für den Saamen impermeablen Schutzhüllen, oder zur Sicherung der Vereinigung beider Stoffe, welche sich in dem äusseren Medium leicht verfehlen würden. In allen diesen Fällen waren Apparate zur Ueberführung des Saamens in den weiblichen Körper und seiner Zuleitung zu den Eiern unter den geeigneten Verhältnissen nothwendig gemacht; wir finden dieselben in den unendlich mannigfachen activen und passiven Begattungswerkzeugen der Männchen und Weibchen. Wie himmelweit verschieden erscheint auf den ersten Blick das active Begattungsorgan des männlichen Säugethieres, der Penis, von den passiven Organen des Weibchens, Vulva, Vagina und Uterus; und dennoch lehrt uns die Entwicklungsgeschichte der Genitalien auf das Unzweideutigste, dass der Penis des Mannes identisch mit der weiblichen Clitoris, das Scrotum identisch mit den grossen Schamlippen, die *vesicula prostatica* mit Scheide, Uterus und Tuben. Ueberhaupt stellt uns nichts leichter auf den richtigen Standpunkt bei Betrachtung der Geschlechtsverschiedenheiten, als die Wahrnehmung, dass ursprünglich alle Embryonen geschlechtlich vollkommen indifferent, nicht von ihrer ersten Anlage an zum männlichen oder weiblichen Geschlecht prädestinirt, dem entsprechend von Grund aus nach einem anderen Plane aufgebaut werden. Nachdem der Embryo bereits in allen Hauptheilen angelegt ist, ohne dass sich eine Andeutung geschlechtlicher Differenzirung zeigte, entsteht in seiner Leibeshöhle und ausserhalb ein Complex eigenthümlicher Gebilde, die Grundlage des späteren Genitalapparates, in ganz gleicher Form bei allen Embryonen. Auch diese erste Grundlage ist noch als indifferent zu betrachten, als befähigt, je nach der Beschaffen-

heit später hinzutretender äusserer Bestimmungsmomente, entweder zu einem weiblichen, oder zu einem männlichen Genitalapparat sich umzugestalten, und zwar lediglich durch kleine Abänderungen in dem Entwicklungsgange ihrer einzelnen Theile, Verkümmerung oder Stehenbleiben auf niedrigen Stadien gewisser Theile bei dem einen Geschlecht, die bei dem anderen vorzugsweise weiter entwickelt wurden u. s. w. Manche Geschlechtseigenthümlichkeit kommt sogar erst in späteren Lebensperioden, im erwachsenen Thiere zur Ausbildung. So sehen wir beim Menschen einen grossen Theil der Geschlechtseigenthümlichkeiten, alle jene auffallenden Verschiedenheiten der Körperform und Ausbildung einzelner Organe und Organensysteme, welche dem ganzen Körper das geschlechtliche Gepräge aufdrücken, erst in späteren Lebensjahren, beim Manne im 17. bis 18. Lebensjahre, bei der Frau etwas früher, plötzlich durch Modificationen des Wachsthums und der Ernährung zu Stande kommen. Wir erhalten die Gewissheit der geschlechtlichen Bedeutung aller dieser, zum Theil in keinen offenbaren Zusammenhang mit der Zeugungsthätigkeit zu bringenden Eigenthümlichkeiten durch die Wahrnehmung, dass diese Umwandlungen mit der ersten Production reifer, functionsfähiger Geschlechtsstoffe in den Geschlechtsdrüsen zeitlich zusammenfallen und ausbleiben, wenn diese Production durch irgend welche Umstände gehemmt wird.

Je höher und complicirter die Organisation eines Thieres, desto zahlreicher und ausgeprägter finden wir im Allgemeinen die Geschlechtsverschiedenheiten, welche die Gegenwart männlicher oder weiblicher Keimdrüsen im individuellen Organismus mit sich bringt. Eine nähere Betrachtung dieser Verschiedenheiten der Organisation und der damit verknüpften, oder richtiger, sie bedingenden verschiedenen Thätigkeiten im Dienste der Zeugung führt uns zu einer richtigen Auffassung des Dualismus der Geschlechter einerseits, d. h. der Vertheilung beider Zeugungsstoffe und der Zeugungsgeschäfte auf je zwei Individuen, lehrt uns aber auch andererseits die bei einer grossen Anzahl von Thiergattungen constatirte Vereinigung beider Geschlechtsstoffe und der von ihnen bedingten Thätigkeiten in einem Individuum, den sogenannten Hermaphroditismus, erklären, wäre es auch nur nach teleologischen Principien. Bei Betrachtung der Fruchtbarkeitsverhältnisse haben wir die Production der Geschlechtsstoffe als eine Ausgabe des thierischen Haushaltes kennen gelernt, deren Bestreitung die Erübrigung eines Ueberschusses von zum Theil enormer Grösse über den Bedarf des individuellen Betriebes erfordert. Wenn auch die dort angestellten Rechnungen speciell nur auf die bei Weitem beträchtlichere Ausgabe der weiblichen Geschlechtsstoffe bezogen waren, so bedarf es doch keiner näheren Erörterung, dass die Production des Saamens ganz von demselben Gesichtspunkt aus zu beurtheilen ist. Ist auch an sich die Saamenbereitung eine relativ kleine Ausgabe, so kommt sie doch wohl in Betracht, wenn sie sich zu der grösseren Ausgabe der Eimaterialien addirt. Die Aufbürdung beider Ausgaben an einen einzigen Haushalt erscheint daher schon als eine

Last, welche nur da erträglich ist, wo sie entweder in Folge geringer Fruchtbarkeit, oder geringer embryonaler Bedürfnisse relativ niedrig ist, oder wo der individuelle Haushalt bei günstiger Gestaltung der Einnahmen verhältnissmässig geringen Aufwand für sich selbst in Anspruch nimmt. Wo dies dagegen nicht der Fall ist, wo die oben namhaft gemachten Umstände eine grosse Fruchtbarkeit erfordern, und andererseits die Complicirtheit und Kostspieligkeit der einzelnen Branchen des individuellen Lebens die Ersparniss von Ueberschüssen mehr weniger beschränkt, da würde die Bestreitung beider Ausgaben unerschwingbar geworden sein. Das natürliche Mittel zur Vermeidung dieser Ueberlastung war in einer Vertheilung beider Ausgaben auf je zwei Individuen geboten, ein Mittel, dessen Anwendung ohne jede Beeinträchtigung der Fortpflanzungsinteressen möglich war, sobald trotz dieser Vertheilung ein regelmässiges rechtzeitiges Zusammentreffen beider Bedingungsglieder durch irgend welche Vorkehrungen gesichert wurde. Es lässt sich aber der Dualismus der Geschlechter, der einstmals von einer verirrten Naturphilosophie aus ganz anderen Gründen als eine absolute Nothwendigkeit dargestellt wurde, auf dem eben von uns betretenen Wege noch weiter rechtfertigen. Mit der Production von Ei und Saamen sind die Zeugungsthätigkeiten noch keineswegs erschöpft; bei der grossen Mehrzahl der Thiere, und zwar besonders bei den höchstorganisirten, reihen sich an die Bereitung der Geschlechtsstoffe noch eine Menge anderer, zum Theil kostspieliger Arbeiten des elterlichen Organismus, welche für die normale Entwicklung der befruchteten Eier und des weiteren Fortkommens der neugeborenen Jungen unerlässliche Bedingungen herbeiführen. Wir können hierher z. B. die Milchsecretion der Säugethiere rechnen, wenn wir diese nicht richtiger direct mit auf das Conto der Keimstoffe schreiben; es gehören aber sicher hierher alle die mannigfachen Thätigkeiten der Brutpflege, die Herbeischaffung von Subsistenzmitteln für die Brut, die Vertheidigung derselben gegen Feinde u. s. w., Thätigkeiten, welche mit einem Aufwand von Bewegungs**kraft** und daher Bewegungs**material** nothwendig verknüpft sind, demnach ebenso, wie Saamen- und Eisecretion (indirecte) Ausgaben des elterlichen Haushaltes erheischen. War demnach für den einzelnen Organismus, ausser bei ungewöhnlich günstiger Bilanz zwischen Einnahmen und Ausgaben, schon die einfache Abgabe beider Zeugungsstoffe zu gross, so wächst dessen Insolvenz nothwendig mit der Zahl und dem Umfang jener Nebenthätigkeiten, welche die Zeugung ihm abverlangt, und welche, wenn sie auch in zweiter Reihe stehen, doch nicht weniger unentbehrlich sind, als die in erster Reihe stehende Lieferung der Zeugungsmaterialien. Von diesem, besonders von Leuckart zur Geltung gebrachten Gesichtspunkt, für dessen Richtigkeit und volle Berechtigung eine Beweisführung uns als Luxus erscheint, stellt sich der Dualismus der Geschlechter, die Vertheilung der Zeugungsthätigkeiten auf je zwei Individuen als eine **Arbeitstheilung im Haushalt der Gattung** dar, als ein vollständiges Analogon der mannigfachen Arbeitstheilungen im individuellen Haushalt, z. B. der Vertheilung der Secretion der Darmsecrete auf verschiedene Organe u. s. w. Wenn eine

solche Arbeitstheilung durch die Unthunlichkeit der Ueberlastung eines Individuums mit allen Zeugungsthätigkeiten und Zeugungsausgaben geboten war, so gab es auch keinen Umstand, welcher dieselbe als den Interessen des Individuums oder der Gattung zuwiderlaufend verboten hätte. Kurz, es giebt keine befriedigendere Auffassung des Dualismus, als die oben ausgesprochene. Früher meinte man wohl, dass in den Geschlechtsstoffen selbst, und allen mit dem einen und den anderen zusammenhängenden Thätigkeiten irgend etwas läge, was ihre Vereinigung innerhalb eines Organismus ebenso physisch unmöglich machte, wie das Nebeneinanderbestehen freier Säure und freien Alkali's in einer Flüssigkeit. Man betrachtete männliche und weibliche Individuen als entgegengesetzt polarisirt durch die polaren Gegensätze der Geschlechter u. s. w. Es beruhten alle diese Vorstellungen auf aprioristischen subjectiven Anschauungen, keineswegs auf physiologischen Thatsachen. Ein irgend beachtenswerther Beweis für die physiologische Unmöglichkeit des Nebeneinanderbestehens beider Geschlechter in einem Haushalt ist nie geführt worden, und hat nie geführt werden können; längst ist aber der Gegenbeweis geführt durch die unbestreitbare Beobachtung der factischen Existenz des Hermaphroditismus bei zahllosen Gattungen wirbelloser Thiere, Thatsachen, welche ebenso wie die Zwitterbildungen im Pflanzenreiche auf keine Weise im Sinne jener Gegensatztheorie erklärt werden können. Dass das factische Vorkommen des Hermaphroditismus keinen Einwand gegen die Auffassung des Dualismus als nothwendige Arbeitstheilung begründet, liegt auf der Hand. Wir sind ja weit entfernt davon, die Nothwendigkeit der Theilung als ein Postulat für alle thierischen Organismen hinzustellen, haben im Gegentheil von vornherein diese Nothwendigkeit nur da vorausgesetzt, wo in Folge ungünstiger Gestaltung der Einnahme und Ausgabe, oder zu beträchtlichen Kostenaufwandes des individuellen Haushaltes, oder zu grosser Höhe der beanspruchten geschlechtlichen Ausgaben der einzelne Organismus insolvent für die ungetheilte Last erscheinen müsste. Wenn demnach überall da, wo diese ungünstigen Umstände wegfallen, hermaphroditische Vereinigung beider Geschlechter nicht nur möglich, sondern auch als eine nützliche Vereinfachung erscheint, so lässt sich sogar für die Mehrzahl der hermaphroditischen Thiergattungen die physiologische Nothwendigkeit derselben begründen, nachweisen, dass ohne sie die Vereinigung beider Geschlechtsstoffe, also die *conditio sine qua non* der Fortpflanzung unmöglich oder nur durch seltene, bei einem Organisationsplan nicht in Rechnung zu bringende Zufälle möglich gewesen wäre. Bei den Pflanzen hat man sich längst mit der teleologischen Erklärung des Hermaphroditismus beruhigt, dass derselbe durch die mangelnde Locomotionsfähigkeit bedingt war, während man die Erklärung der Diöcie in direct beobachteten passiven Bewegungen der Geschlechtsstoffe selbst durch Wind, Insecten u. s. w. fand. Von demselben Standpunkte aus erscheint der Hermaphroditismus bei solchen Thieren geboten, welche, wie manche Entozoen, einsiedlerisch in fremden Organismen schmarotzen, bei denen demnach nie ein Verkehr männlicher und weiblicher Individuen zum

Behuf der Zusammenführung von Saamen und Ei stattfinden könnte. Er erscheint ferner geboten bei Thieren, welche, wie die Ascidien, der Locomotion entbehren, und unter Verhältnissen leben, bei welchen ein Zusammentreffen der von getrennten Individuen entleerten Geschlechtsstoffe in der Aussenwelt nicht gesichert, oder geradezu unmöglich war. Entbehrlich erscheint dagegen der Hermaphroditismus und der factische Dualismus erklärlich bei solchen festsitzenden Thieren, welche zu Colonien aggregirt sind, und im Wasser leben, in welchem sich leicht und sicher die gleichzeitig von Männchen und Weibchen nach aussen entleerten Eier und Saamen begegnen. Freilich giebt es auch eine Anzahl hermaphroditischer Thiere, bei denen wir vergeblich nach einem plausibeln teleologischen Grund für den Hermaphroditismus suchen, es sind dies solche, bei welchen nicht nur der gegenseitige Verkehr der Individuen nicht erschwert ist, sondern sogar regelmässig, trotz des Hermaphroditismus, wechselseitige Begattung verschiedener Individuen stattfindet. Allein solche Ausnahmen stossen die Gültigkeit der auf die übrigen Beispiele passenden Erklärung nicht um; es werden sich sicher auch in den Lebensverhältnissen dieser Ausnahmen noch Momente finden lassen, auf welche die Teleologie eine befriedigende Erklärung in ihrem Sinne basiren kann.

Bei dem Menschen und allen höher organisirten Thieren treffen wir ausnahmslos Dualismus der Geschlechter, so dass überall je zwei Individuen, deren eines die Eier, das andere den Saamen bereitet, jedes ausserdem mit einem Antheil der übrigen Zeugungsgeschäfte beauftragt und dem entsprechend ausgerüstet ist, eine physiologische Einheit für das Leben der Gattung bilden. Es stellt sich daher von selbst für uns die Aufgabe, die so geschiedenen zwei Klassen von Individuen einer gesonderten Untersuchung auf ihre geschlechtlichen Charaktere zu unterwerfen, den Antheil der Zeugungsgeschäfte, welcher den männlichen, saamenbereitenden, und den, welcher den weiblichen, eibereitenden Individuen zugefallen ist, festzustellen, und in dieser Ordnung die Natur, Bedingungen und Resultate der einzelnen Zeugungsthätigkeiten zu erörtern.

ZWEITES KAPITEL.

VOM WEIBLICHEN GESCHLECHT.

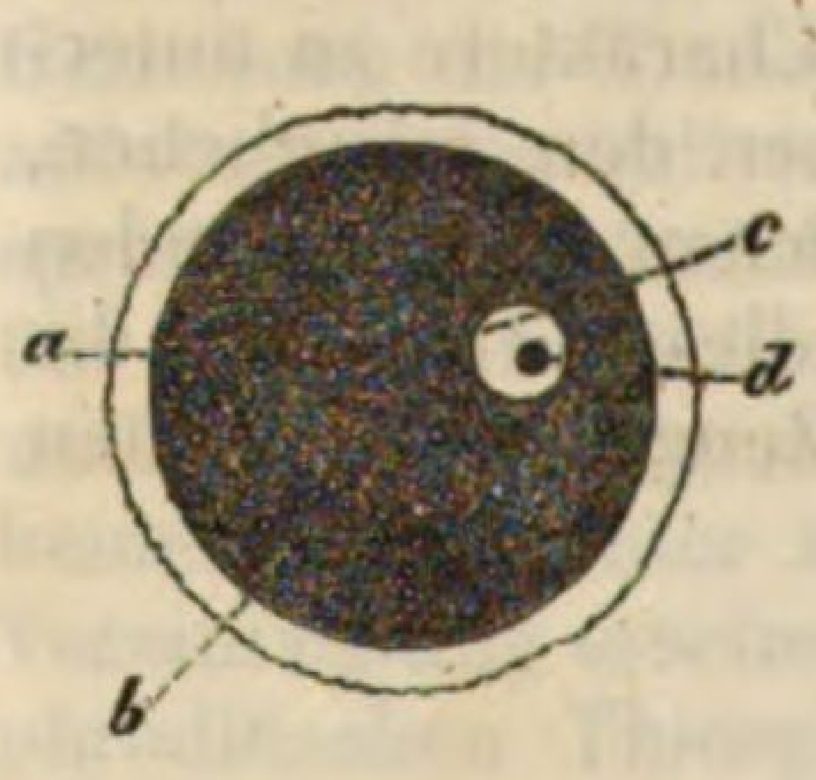
DAS EI.

§. 281.

Morphologie des Eies. So einfach die physiologische Begriffsbestimmung des Eies, nach welcher wir unter diesem Namen den zur Umwandlung in ein neues Individuum befähigten Theil des mütterlichen

Organismus verstehen, so misslich ist es, eine für alle Gattungen geschlechtlicher Organismen gültige morphologische Definition des Eies zu construiren, die wesentlichen Merkmale aufzusuchen, welche demselben überall neben den mannigfachsten Abweichungen in unwesentlichen Eigenschaften zukommen. Wir stossen bei diesem Versuch auf Widersprüche, welche kaum befriedigend zu lösen sind; die Antwort auf die Frage: welcher Theil ist Ei? ist oft ausserordentlich schwierig. Halten wir streng daran fest, nur dasjenige Formelement Ei zu nennen, welches durch eigene Umgestaltung zum Embryo wird, so sind wir bei manchen Thieren genöthigt, ein Gebilde Ei zu nennen, welches wir mit gleichen Eigenschaften bei anderen nur als einen Theil des Eies betrachten können, in einem Falle ein Bläschen Eizelle zu nennen, welches uns im anderen Falle unzweideutig als Kern der Eizelle begegnet. Welcher Widerspruch! Um diese allgemeinen wichtigen Fragen einer Erörterung unterwerfen zu können, müssen wir zunächst dasjenige thatsächliche Material vorführen und kritisch zusammenstellen, um dessen Deutung es sich handelt. Wir gehen von concreten Fällen, von der Betrachtung der Eier bestimmter Thiere, die uns als Repräsentanten gewisser Eitypen erscheinen, aus, um dann die allgemeinen Abstractionen zu versuchen.

Das Ei des Menschen und der Säugethiere[1] (Wagner, *Ic. Taf.* II, *Fig.* 8—10, *Taf.* VI, *Fig.* 1—8, Ecker, *Ic. Taf.* XXII, *Fig.* 8—16) zeigt übereinstimmend folgende Charaktere. Es erscheint als ein sphärisches Bläschen, beim Menschen von 0,08—0,1‴, beim Hunde und Kaninchen von 0,076—0,08‴, beim Meerschweinchen von 0,043—0,05‴ Durchmesser, bei keinem Säugethiere grösser als 0,1‴. Seine äussere Wand besteht aus einer anscheinend structurlosen, glasartigen, dicken Membran, welche sich unter dem Mikroskop als ein breiter, heller, parallelrandiger Saum *a*, *zona pellucida* (v. Baer) darstellt; wir bezeichnen dieselbe vorläufig schlichtweg als äussere Eihaut. Das Bläschen ist erfüllt von einer zähen, trüben Flüssigkeit, dem sogenannten Dotter, *b*, welcher bei näherer Untersuchung sich als eine Emulsion zahlloser feiner, blässerer und vereinzelter gröberer glänzender Körnchen in einem zähen, durchsichtigen Bindemittel ausweist.



Im frischen Eierstocksei füllt diese Dotterflüssigkeit die Höhle des Bläschens vollkommen aus; unter Umständen findet man jedoch den Dotter die *zona pellucida* nicht vollständig ausfüllend, als eine scharf begränzte, meist kreisrunde Masse, durch einen lichten Zwischenraum von der inneren Contour der Zona getrennt. Im Innern der Dotterkugel, meist excentrisch gelagert, befindet sich ein kleines, wasserhelles, rundes Bläschen von etwa 0,02‴ Durchmesser, das sogenannte Keimbläschen, *c*, *vesicula germinativa*, welches an einer Stelle in seinem Inneren ein (in seltenen Fällen mehrere) dunkles rundliches Körnchen, von etwa 0,005‴ Durchmesser, den sogenannten Keimfleck *d*, *macula germi-*

nativa, zeigt. Meistens ist das Keimbläschen an unversehrten, vollkommen reifen Eierstockseiern nicht ohne Weiteres sichtbar, indem es durch die einhüllende trübe Dottermasse dem Blick entzogen wird, oder schimmert nur undeutlich als heller Fleck durch den Dotter hindurch; in solchen Fällen gelingt es entweder durch Compression des Eies dasselbe im Innern zum Vorschein zu bringen, oder es durch Zersprengen der Zona mit der Dotterflüssigkeit herauszutreiben, und somit isolirt zur Beobachtung zu bringen. So klar und unzweifelhaft diese allgemeinen Charaktere des Säugethiereies, so fragt es sich doch, ob die einzelnen Elemente desselben, insbesondere die äussere Haut, nicht noch weitere histiologische Eigenthümlichkeiten zeigen, wie solche theils nach directen Beobachtungen von Einzelnen behauptet, theils aus Gründen der Analogie nur vermuthet worden sind. Dass die äussere Eihaut nicht ein zusammengesetztes Gewebe ist, sondern wirklich aus einer homogenen Masse besteht, dagegen kann kein irgend berechtigter Zweifel erhoben werden; die besten Mikroskope haben bis jetzt in dem glashellen Saum nicht die mindeste Andeutung einer Zusammensetzung aus feineren Elementen (Fasern oder Zellen) wahrnehmen lassen. Aeltere und neuere Angaben einer solchen Structur, wie z. B. die naive Beschreibung Keber's, welcher in der äusseren Haut des Kanincheneies Bindegewebe, Muskelfasern, Blutgefässe und einen Epithelialüberzug entdeckt haben will, beruhen auf den allergröbsten Irrthümern, die keine specielle Widerlegung verdienen. Dagegen müssen wir zwei Fragen einer genaueren Discussion unterwerfen: 1) ob die äussere Eihaut eine einfache Membran ist, oder ob der breite hyaline Saum für sich eine Hülle des Eies bildet, während an seiner Innenseite eine zweite, zarte, selbstständige Membran vorhanden ist, und 2) ob diese äussere Eihülle keine präformirten Oeffnungen von irgend welcher Form hat, welche den später zu beschreibenden Mikropylen anderer Thiereier entsprechen, und die Zugangspforte für die Saamenelemente zu dem Dotter darstellen. Was die erste Frage betrifft, so ist von vielen Seiten her (Valentin, Krause, Barry, R. Wagner, H. Meyer, Reichert u. A.) mit Bestimmtheit behauptet worden, dass die Dotterkugel nicht nackt in der Zona liege, sondern von einer besonderen ausserordentlich zarten, eigenen Haut, der Dotterhaut im engeren Sinne, überkleidet sei. Ein directer Nachweis für dieselbe ist niemals geliefert worden, nur Meyer will dieselbe isolirt dargestellt haben; meistens hat man ihre Existenz nur aus indirecten Gründen erschlossen. Vor Allem stützte man sich auf die schon angedeutete häufige Erscheinung, dass die Dotterkugel die Zona nicht gänzlich ausfüllt, oder sogar als zusammenhängende Kugel aus der gespaltenen Zona zu befreien ist, indem man unter diesen Verhältnissen die Kugelform der Dotterflüssigkeit ohne begränzende Hülle für unmöglich hielt; theilweise sah man ohne Weiteres die innere Contour des breiten äusseren Saumes als optischen Ausdruck einer besonderen Membran, jenen hyalinen Saum selbst nur für eine Belegmasse auf der eigentlichen Membran an. Bischoff hat das Unzureichende dieser Gründe aufgedeckt und durch die sorgfältigsten Untersuchungen für das Säugethierei dargethan, dass sicher nicht um den

Dotter eine ihm speciell angehörige Hülle, welche mit ihm von der äusseren Hülle zurückwiche und ihn begleitete, wenn er als Kugel aus der geborstenen Zona austritt, vorhanden ist. Es bedarf keiner solchen membranösen Begränzung, um die Kugelform des Dotters zu erhalten, es reicht zu diesem Zweck die Zähigkeit der Bindesubstanz des Dotters vollkommen aus. Wäre eine solche Dottermembran vorhanden, so müsste sie bei Anwendung von Druck auf die isolirte Dotterkugel zerreissen, und an der Rissstelle ein Ausfliessen der Dotter flüssigkeit wahrzunehmen sein; dies ist indessen nicht der Fall, Druck treibt die zähe Dottermasse ganz allmälig auseinander, ohne dass eine Zerreissung, oder Theile einer zerrissenen Membran jemals zu beobachten wären. Ebensowenig lässt sich durch Einleitung endosmotischer Ströme eine Membran zum Abheben von einer eingeschlossenen Masse bringen. Wir kommen auf die Membranlosigkeit der Dotterkugel bei Betrachtung des Furchungsprocesses derselben ausführlich zurück. Weniger bestimmt ist die Zusammensetzung der *zona pellucida* aus einer inneren zarten Membran und einer derselben aufgelagerten Belegmasse zu widerlegen. Dass sich diese Annahme wesentlich von der ersten unterscheidet, liegt auf der Hand; es ist sicher etwas ganz Anderes, wenn wir ausser der *zona pellucida* eine dem Dotter angehörige, von ihm unzertrennliche Membran annehmen, als wenn wir die innerste Schicht der Zona selbst als besondere, aber von der glasartigen Belegmasse unzertrennliche Schicht auffassen. Ein directer Beweis für eine solche Zusammensetzung der Zona ist ebenfalls nicht geführt, wenn wir nicht eine gewiss beachtenswerthe Beobachtung H. Meyer's[2] dafür gelten lassen wollen. Meyer fand, dass auf Zusatz von Aetzkali zu Schweineeiern die Zona sich löst, der Dotter aber von einer zarten Hülle umschlossen bleibt, welche man durch Druck zum Bersten bringen und nach ihrer Entleerung vom Dotter isolirt beobachten kann; Meyer deutet zwar diese zurückbleibende Hülle als Dotterhaut im vorher erörterten Sinne, allein es fragt sich, ob sie nicht richtiger als Theil der Zona, als membranöse Grundlage derselben aufzufassen ist. Es sind hauptsächlich Gründe der Analogie, welche uns bestimmen, dieser Auffassung und überhaupt einer solchen Constitution der Zona das Wort zu reden. Wir werden zu beweisen suchen, dass das Ei als eine Zelle, seine äussere Hülle als Zellmembran aufzufassen ist; die Zona weicht aber in ihrer Beschaffenheit von allen anderen eigentlichen Zellmembranen wesentlich ab, einmal durch ihre ausserordentliche Dicke, zweitens durch die Unebenheit ihrer Oberfläche, welche zahlreiche Eindrücke der Zellenmasse, in welche das Ei in seiner Bildungsstätte eingebettet liegt, zeigt. Dafür besitzt die Zona eine in die Augen fallende Aehnlichkeit in ihrem Aussehen und sonstigem Verhalten, mit gewissen unzweifelhaft als secundäre Auflagerungen, Belegmassen, auf Zellmembranen erwiesenen Gebilden. Der hyaline glasartige Saum, als welchen sie sich darstellt, erinnert auffällig an die hyalinen Säume der Zellenbasen des Darmepithels, oder der Epidermiszellen von Ammocoetes, welche besonders durch Leuckart's, Koelliker's und meine[3] Untersuchungen als solche Auflagerungen erwiesen sind. Von beson-

derem Gewicht für unsere Vermuthung erscheint uns aber die Thatsache, dass neuerdings an den Eiern sehr vieler Thiere mit Bestimmtheit secundäre, im Eierstock gebildete Auflagerungen auf die ursprüngliche „Dotterhaut von eben derselben hyalinen Beschaffenheit, wie wir sie an der Zona des Säugethiereies finden, aufgefunden worden sind. Wir führen als Belege J. MUELLER's[4] Entdeckung über die Zusammensetzung der äusseren Hülle des Holothurieneies aus zwei Schichten, deren äusserste, das hyaline Chorion, zweifelsohne als Belegmasse auf der zarten Dotterhaut entsteht, ferner die Eikapseln der Fischeier an, welche von MUELLER und REICHERT[5] insbesondere als solche Auflagerungen, vielleicht als Producte der im Bildungsheerd das Ei umlagernden Zellenschicht, erwiesen sind. Kurz, es wäre sicher nichts Ueberraschendes, wenn sich einst die Hauptmasse der Zona ebenfalls als secundäre Belegmasse auf der primitiven Dotterhaut, welche letztere vielleicht später ihre Selbstständigkeit verliert, oder sogar gänzlich zu Grunde geht, herausstellen sollte. Dass manche Säugethiereier, wie das Kaninchenei, nach ihrem Austritt aus den Bildungsheerden, innerhalb der Eileiter erwiesene secundäre Auflagerungen von Eiweissschichten auf die Zona erhalten, kann keinen Einwurf gegen jene Vermuthung begründen. Mit Recht machen MUELLER und REICHERT darauf aufmerksam, dass man künftighin streng (auch durch die Nomenclatur) solche secundäre Eihüllen, welche das Ei bei seiner Bildung in der Geschlechtsdrüse erhält, von späteren accessorischen Zuthaten, die sicher bei vielen Thieren in ausgezeichneter Weise im Eileiter aufgelagert werden, unterscheiden müsse. Was die zweite Frage betrifft, ob die äussere Hülle des Säugethiereies eine oder mehrere Oeffnungen irgend welcher Art besitzt, so lässt sich hierauf eine befriedigende positive Antwort zur Zeit noch nicht geben. Mit so grosser Wahrscheinlichkeit sich jetzt auf die täglich sich häufenden Beobachtungen hin der Satz aussprechen lässt, dass präformirte Oeffnungen in der äusseren Hülle, sogenannte Mikropylen, als Befruchtungsthore wohl ein wesentliches Gemeingut aller thierischen Eier sind, oder wenigstens allen denjenigen Eiern zukommen, welche bei ihrer Begegnung mit dem Saamen mit dickeren ursprünglichen Hüllen oder secundären Auflagerungen versehen sind, so ist doch gerade bei den Säugethiereiern selbst von denjenigen Beobachtern, welche das Einwandern der Saamenelemente in ihr Inneres nachgewiesen haben, etwas Bestimmtes über die hypothetische Mikropyle nicht wahrgenommen worden. Die für die subtile Untersuchung so günstigen Verhältnisse des Säugethiereies machen es unwahrscheinlich, dass ein einfacher gröberer Mikropylenkanal, wie er von MUELLER am Holothurienei, von BRUCH[6] am Forellenei, von REICHERT an allen von ihm untersuchten Fischeiern und anderwärts entdeckt wurde, oder so wunderbare Mikropylenapparate, wie sie uns LEUCKART[7] an den Insecteneiern kennen gelehrt hat, oder auch so schön entwickelte zahlreiche die Eikapsel durchsetzende Porenkanäle, wie sie MUELLER am Barschei fand, wie sie REICHERT bei anderen Fischen (auch in der primitiven Dotterhaut) beschreibt (Bildungen, denen ganz sicher nicht ohne Weiteres die Bedeutung als Mikropylen abge-

sprochen werden darf), hätten übersehen werden können. Ich selbst habe mich, nachdem die eben angedeuteten Entdeckungen bekannt geworden, vielfach vergeblich bemüht, an Kanincheneiern eine Andeutung ähnlicher Verhältnisse zu ermitteln. Allein solche negative Resultate sind keine sicheren Beweise. Es ist recht wohl denkbar, dass entweder ausserordentlich feine, in der glasartigen Zona leicht zu übersehende, vielleicht in Folge ihrer Erfüllung mit einer Flüssigkeit von gleichem Lichtbrechungsvermögen unsichtbare Porenkanälchen vorhanden sind, oder auch, dass sich eine Mikropyle gröberer Art nur vorübergehend und erst zur Zeit der Befruchtung in der Zona ausbildet, später aber wieder schliesst.[8] Die von Barry[9] beschriebenen und abgebildeten spaltförmigen Mikropylen in Kanincheneiern sind höchst wahrscheinlich nur zufällige durch Druck erzeugte Risse gewesen. Eher noch dürfte eine vereinzelte Beobachtung G. Meissner's[10] eine wahre Mikropyle zum Object gehabt haben. Immerhin ist zu bedenken, dass die Gegenwart einer Mikropyle am Säugethierei nur eine auf Analogie gegründete Voraussetzung, keineswegs ein unabweisbares Postulat ist; möglicher Weise fehlt eine solche wirklich, vielleicht entbehrlich gemacht durch die Beschaffenheit der Zonasubstanz, durch welche die mit lebhafter Beweglichkeit begabten Saamenelemente sich selbst ihren Weg allenthalben bahnen können.

Das Keimbläschen ist ganz sicher ein Bläschen, erfüllt von einer klaren, durchsichtigen Flüssigkeit, wie sich durch mikro-chemische Behandlung darthun lässt. Ueber die Natur des sogenannten Keimflecks lässt sich ebensowenig etwas Gewisses aussagen, als über seine Bedeutung. Ob er ebenfalls ein Bläschen, oder ein solides Körperchen, ist durchaus nicht ermittelt, das Letztere seiner Erscheinung nach viel wahrscheinlicher. Für diejenigen, welche das Keimbläschen als Zelle betrachten, erhält der Keimfleck die hohe Bedeutung des Zellenkernes, während er zu der wahrscheinlich nichtssagenden Rolle des Kernkörperchens[11] herabsinkt, wenn wir das Keimbläschen selbst nur als Kern der Eizelle ansehen. Wir werden unten diese Frage abwägen.

Von ganz besonderem Interesse ist die Betrachtung des Vogeleies[12] (Wagner, *Ic. Taf.* II, *Fig.* 1—3, 11—13; Ecker, *Ic. Taf.* XXII, *Fig.* 5—7), dessen Interpretation noch jetzt Gegenstand lebhafter Discussion ist. Es fragt sich nämlich: welcher Theil des aus gelber Dotterkugel, Eiweissumhüllung, Schalenhaut und Kalkschale zusammengesetzten Gebildes, welches den Eileiter der Vögel verlässt, ist Ei? Während kein Mensch über die Deutung jener Eiweiss- und Schalenumhüllung als accessorischer Zuthaten im Zweifel ist, stehen sich noch immer zwei Parteien gegenüber, von denen die eine den gesammten gelben Dotter, die andere nur den kleinen, unter dem Namen der Keimscheibe oder des Hahnentritts bekannten Theil dieses Dotters als Ei gelten lässt. Um diese Frage entscheiden zu können, müssen wir die Beschaffenheit des gelben Dotters etwas näher betrachten. Auf dem Durchschnitt des (gekochten) Dotters überzeugt man sich, dass er nicht homogen, sondern aus mehreren schon durch ihre Färbung sich unterscheidenden Schichten von

eigenthümlicher Anordnung zusammengesetzt ist. Die äusserste ihn rings umgränzende Schicht ist eine aus verwachsenen Zellen gebildete Membran, die sogenannte „Dotterhaut“ *a*; von dieser nach dem Centrum zu wechseln in mehrfacher Folge hellere, milchig erscheinende Schichten *c* mit gesättigt gelben, mehr ölig aussehenden Schichten *b* ab, wie in der Figur angedeutet ist. Das Centrum selbst besteht aus einer grösseren Anhäufung der milchigen Substanz von flaschenförmiger Gestalt *d*, indem von derselben eine halsartige Verlängerung nach oben steigt. An dem Ende dieses Halses befindet sich der sogenannte Hahnentritt (Keimscheibe, *cicatricula*) *e*, ein weisslicher Fleck von etwa $^1/_2$''' Durchmesser, in welchem das Keimbläschen *f*, „wie die Perle im Golde“, eingebettet liegt.



Unter dem Mikroskop zeigen sich die wesentlichsten Verschiedenheiten des Dotters an verschiedenen Stellen. Der Hahnentritt, in welchem das Keimbläschen liegt, besteht aus einer dem Säugethierdotter vollkommen gleichen Emulsion feiner Körnchen in einer zähen Bindeflüssigkeit, der gesammte übrige Dotter dagegen aus wirklichen Zellen, Dotterzellen, welche in den verschiedenen Schichten verschiedenen Inhalt zeigen, in der äussersten Schicht zu einer Membran, der schon genannten Dotterhaut, verschmolzen sind. Die genauesten Untersuchungen über diese Dotterelemente beim Hühnerei verdanken wir H. Meckel von Hemsbach. Während nach diesem Forscher schon die Dottermembran selbst aus mehrfachen Zellenschichten besteht, einer äusseren Schicht, in welcher die Zellen so miteinander verwachsen sind, dass sie eine scheinbar homogene, structurlose Haut bilden, einer inneren, in welcher die einzelnen, aneinander abgeplatteten Zellen noch deutlich gesondert erscheinen, betrachtet er die übrigen Dotterzellen als verschiedene Metamorphosenzustände derselben ursprünglichen Zellen. Je weiter nach innen, desto fettreicher werden die Zellen; die äussersten besitzen einen die ganze Zelle erfüllenden, schwach gelblich gefärbten, feinkörnig getrübten Inhalt, in den nächst inneren erscheint dieser Inhalt zu discreten Klümpchen, die sich wandständig aneinander ordnen, conglomerirt, das Centrum aufgehellt, in den innersten ist der Inhalt auf mehrere kleinere, oder einen einzigen fettglänzenden, starren Tropfen von strahligem Bruch in einer wasserklaren Flüssigkeit reducirt. Kehren wir nach dieser Beschreibung zu der Frage zurück: welcher Theil ist Ei? so dünkt uns die Antwort als ganz unzweifelhaft gegeben: die Keimscheibe, jene das Keimbläschen umhüllende feinkörnige Dotterparthie allein ist das Ei. Alle Umstände vereinigen sich einstimmig zum Beweis. Erstens entspricht dieser Theil allein seiner histiologischen Beschaffenheit nach dem Ei der Säugethiere und überhaupt aller Thiere, wo nicht ähnliche Zweifel, wie beim Vogelei obwalten; nur die Keimscheibe besteht aus jener Emulsion, die wir überall als

Inhalt der Eizelle kennen. Dass jedes wahre Ei eine Zelle ist, müssen wir hier einstweilen ohne Beweis als Prämisse hinstellen; nehmen wir dieselbe an, so liegt auf der Hand, dass der gesammte gelbe Dotter mit seiner aus verwachsenen Zellen gebildeten äusseren Haut unmöglich Eizelle, jene Haut unmöglich das Analogon der *zona pellucida* sein kann. Die Zusammensetzung des Inhaltes des Dotters aus Zellen wäre an sich kein unumstösslicher Beweis gegen seine Deutung als Eizelleninhalt, da diese Zellen durch endogene Zellbildung in der Eimutterzelle möglicher Weise ebenso entstanden sein könnten, wie im Ei der phanerogamen Pflanzen, als welches ohne alle Zweifel nicht das sogenannte Keimbläschen, sondern der einzellige Embryosack aufzufassen ist, das sogenannte Endosperm. Allein abgesehen davon, dass die Bildung der Dotterzellen erwiesenermaassen nicht auf diese Weise geschieht, ist die Constitution der Dotterhaut an sich eine Klippe, an welcher jeder Versuch, den ganzen Dotter als Ei zu erklären, scheitern muss. Zweitens gerirt sich nur jener körnige Theil des Dotters als Ei, indem nur dieser direct zur Bildung von Bausteinen für den Embryo verwendet wird, nur dieser Theil durch die später zu erörternde, unter dem Namen Furchung begriffene Zerklüftung in Elementarzellen, aus denen der Embryo angelegt wird, sich verwandelt, genau in derselben Weise, wie der ganze Inhalt des Säugethiereies. Es ist dies eine längst bekannte Thatsache, welche man auf die Weise auffasste, dass man dem Säugethierdotter eine totale, dem Vogeldotter eine partielle Furchung zuschrieb, in letzterem den sich furchenden Theil als Bildungsdotter von dem zelligen als Nahrungsdotter unterschied (Reichert [15]), anstatt aus derselben den einfacheren und naturgemässeren Schluss zu ziehen, dass nur der sich furchende Theil des Vogeldotters Ei ist, diesem daher, wie dem Säugethierdotter, totale Furchung zukommt. Drittens, und dies ist wohl der schlagendste Beweis, lässt sich aus der Bildungsgeschichte des sogenannten Nahrungsdotters und seiner zelligen Dotterhaut zur Evidenz darthun, dass derselbe nichts Anderes ist, als der Inhalt des Drüsenfollikels, in welchem das Ei entsteht, derselbe ebenso zusammengesetzte Inhalt, welcher auch dem Drüsenfollikel der Säugethiere eigenthümlich ist, und sich hier nach dem Austritt des reifen Eies zum sogenannten *corpus luteum* umgestaltet, während er beim Vogel mit dem Ei in den Eileiter und an die Aussenwelt tritt. Es giebt nichts Klareres, Unzweifelhafteres, als die Identität des *corpus luteum* der Säugethiere mit dem Nahrungsdotter der Vögel, folglich die Nichtidentität des letzteren mit dem Ei. Bei der Betrachtung der Genese der Eier werden wir eine Parallele zwischen beiden Gebilden ziehen, welche auch nicht einen Schatten von Zweifel übrig lassen kann. Warum bei den Säugethieren der zellige Inhalt des Eibildungsheerdes in diesem als gelber Dotter zurückbleibt, beim Vogel das Ei begleitet, den Follikel als leere Kapsel zurücklässt, erklärt sich auf die einfachste Weise. Das Vogelei nimmt in dem gelben Dotter (und dem im Eileiter noch dazu kommenden Eiweiss) das ganze Nahrungsmaterial, welches zur Ausbildung des Embryo's nöthig ist, mit an die Aussenwelt, von welcher es nichts beziehen

kann; das Säugethierei nimmt blos den Bedarf zur ersten Anlage, zu welcher sein eigener Inhalt ausreicht, aus dem Bildungsheerd mit in den Uterus; alle späteren Zufuhren erhält es aus dem mütterlichen Organismus. Diesen drei gewichtigen Beweisen gegen die Deutung des gelben Vogeldotters als Ei kann kein einziger dafür aufgebrachter irgend die Waage halten. Man hat häufig gegen die Auffassung des körnigen Bildungsdotters als Ei eingewendet, dass derselbe keine besondere Eihülle, keine Membran besitze. Allein erstens ist das Fehlen dieser Membran noch ein streitiger Punkt, und neuerdings wieder durch Meckel die Umhüllung der Keimscheibe mit einer besonderen, bald mehr schleimigen, weichen, bald festen, membranösen, faltenwerfenden *zona pellucida* auf das Bestimmteste behauptet worden, zweitens würden wir selbst das sichere Fehlen der Hülle durchaus nicht als Beweis gegen die Einatur gelten lassen können; es ist eine solche zur Membran differenzirte periphersche Schicht des Dotters als Zellensubstanz entschieden kein wesentliches, unentbehrliches Attribut der Eizelle und der Zelle überhaupt. Abgesehen davon, dass sich die Entbehrlichkeit einer besonderen Haut an dem eigentlichen Vogelei teleologisch aus seiner sicheren Einbettung in den Nahrungsdotter leicht erklären lässt, abgesehen davon, dass bei anderen Thieren vielfach nackte Eizellen wenigstens bis zu ihrem Austritt in die Aussenwelt sich finden, scheint uns die beste Rechtfertigung unserer Ansicht in der Thatsache zu liegen, dass auch beim Säugethierei und überhaupt bei allen Eiern die äussere Membran keinen Theil an den Entwicklungsmetamorphosen der Eisubstanz nimmt, indem bei deren Beginn der nackte Dotter für sich als Zelle sich constituirt, und durch fortschreitende Zerklüftung aus sich membranlose Zellen schafft. Ebenso unwesentlich ist ja auch bei den Pflanzen die ursprüngliche Eizellenmembran, die Membran des Embryosacks, nur ihr Inhalt, oder sogar nur ein Theil desselben, ist es, welcher sich beim Beginn der Entwicklung für sich als Zelle (Keimbläschen) constituirt, dessen Umhüllung mit einer besonderen Membran ja ebenfalls von Einigen noch bestritten wird. Nach alledem sprechen wir mit voller Bestimmtheit den Satz aus: das Ei des Vogels ist die sogenannte Keimscheibe, der Bildungsdotter mit dem Keimbläschen, alle übrigen Theile: zelliger Nahrungsdotter, Dottermembran, Eiweiss und Schale sind accessorische Zuthaten. Dieser Anschauung gemäss muss die Nomenclatur der genannten Theile nothwendig geändert werden, wie denn überhaupt eine gründliche Revision und harmonische Normirung der Nomenclatur in der Zeugungslehre ein dringendes Bedürfniss ist. Es ist nicht ferner zulässig, den zelligen Nahrungsdotter der Vögel Dotter zu nennen, wenn wir mit diesem Namen den Eizelleninhalt bezeichnen wollen, ebensowenig darf die Umhüllung dieses Theiles länger den Namen Dotterhaut führen, wenn unter demselben die Eizellenmembran verstanden werden soll.

Dem Ei der Vögel ganz analog verhält sich das Ei der beschuppten Amphibien, welches ebenfalls die Zellenauskleidung seines Bil-

dungsheerdes als „Nahrungsdotter" beigegeben erhält; eine gesonderte Betrachtung desselben können wir uns daher ersparen.

Das Ei der nackten Amphibien ist wiederum dem der Säugethiere analog, besteht aus einer structurlosen Membran, einer dieselbe ausfüllenden Emulsion, und einem in letztere eingebetteten Keimbläschen. Einige Eigenthümlichkeiten desselben wollen wir kurz am Froschei erläutern (Ecker, *Ic. Taf.* XXIII, *Fig.* 1—4). Die äussere Eihaut ist relativ beträchtlich dünner, als die Zona des Säugethiereies, so dass kein Grund vorhanden ist, eine Verdickung der ursprünglichen Zellmembran durch secundäre Auflagerungen anzunehmen, wie sie beim Fischei evident vorhanden sind; im Eileiter erst erhält das Froschei eine Eiweissumhüllung, die wir aber ebensowenig als das Albumen des Hühnereies zum ursprünglichen Ei rechnen können. Trotz vielfacher Bemühungen ist eine Mikropyle oder mehrere in Gestalt von Porenkanälchen am Froschei noch nicht aufgefunden, trotzdem dass von Newport und später von Bischoff u. A. der Eintritt der Saamenelemente in das Innere des Eies direct beobachtet worden ist. Das Froschei erscheint nicht gleichförmig gefärbt, sondern halb hell, halb dunkel; man unterscheidet (schon im Eierstock, der dadurch das bekannte gesprenkelte Aussehen erhält) eine kleinere weissliche Hälfte, welche an dem gelegten Ei sich constant nach unten wendet, und eine grössere schwarzbraune, constant nach oben sich wendende Hälfte, welche beide mit verwaschenen Rändern in einander übergehen. Eine höchst interessante Eigenthümlichkeit zeigt der Dotter. Derselbe besteht, wie jeder wahre Dotter, aus einer Emulsion kleiner, dicht gedrängter Formelemente in einer zähen durchsichtigen Bindeflüssigkeit, allein jene Formelemente bestehen hier nicht blos aus unregelmässigen Körnchen, sondern neben diesen aus deutlichen, scharf ausgebildeten Krystallen, und zwar rhombischen Täfelchen von verschiedener Grösse. Allgemein hat man dieselben ihres glänzenden Aussehens und der Form wegen für Fettkrystalle gehalten, daher schlechtweg auch „Stearinplättchen" genannt, aus keinem besseren Grunde, als aus welchem man die amorphen Körnchen anderer Dotterarten ohne Weiteres für Fett erklärt. Es ist indessen leicht durch mikrochemische Behandlung der Beweis zu führen, dass die Dotterkrystalle durchaus nicht aus Fett, sondern aus einer eiweissartigen Substanz bestehen, wie unten zu erörtern ist.

Eine etwas speciellere Betrachtung verdienen die Fischeier, an welchen die neuesten trefflichen Untersuchungen von J. Mueller, Bruch, und besonders Reichert manche wichtige Eigenthümlichkeit kennen gelehrt haben. Man unterscheidet bei den Fischen, wie bei den Vögeln und beschuppten Amphibien, einen Bildungsdotter und einen Nahrungsdotter, indem constant nur ein kleiner, das Keimbläschen einschliessender Theil des Dotters durch Furchung in Embryonalzellen verwandelt, der übrige grössere Theil erst später von dem Embryo als Nahrungsmaterial verwendet wird. Man hat aus diesem Grunde theilweise die Fischeier in eine Kategorie mit denen der Vögel und beschuppten Amphibien gebracht, und dieselben als solche, welche nur eine

partielle Furchung erleiden, den Eiern der übrigen Wirbelthiere mit totaler Furchung gegenübergestellt. Es ist indessen diese Zusammenstellung der Fischeier mit dem Vogelei höchst wahrscheinlich gänzlich falsch, indem bei ersteren der sogenannte Nahrungsdotter nicht, wie bei den Vögeln, accessorische äussere Zuthat zu dem eigentlichen Ei ist, nicht aus der Zellenmasse des Bildungsfollikels besteht, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach wirklicher Eiinhalt, wie der Bildungsdotter ist. Dies geht aus folgenden Thatsachen hervor: erstens liegen Nahrungs- und Bildungsdotter innerhalb derselben wahren Dottermembran, welche ihrer Entstehung nach sich als Analogon der *zona pellucida*, nicht der zelligen, fälschlich als Dottermembran bezeichneten Umhüllung des gelben Vogeldotters ausweist; zweitens zeigt der Nahrungsdotter der Fische keineswegs jene beim Vogel beschriebene Zusammensetzung aus Zellen, sondern im Allgemeinen dieselben Charaktere, wie der Bildungsdotter. Während daher unseres Erachtens dem Vogelei fälschlich eine partielle Furchung vindicirt wurde, geschieht dies mit vollem Recht beim Fischei, wenn wir vom morphologischen Standpunkt aus urtheilen, während strenggenommen vom physiologischen aus auch hier nur die zum Embryo sich umgestaltende Bildungsmasse, also der Bildungsdotter, als Ei betrachtet werden dürfte, und überhaupt die Annahme einer partiellen Furchung nicht statthaft erscheint.

Die äussere Eihaut des Fischeies zeichnet sich durch folgende höchst interessante Eigenthümlichkeiten aus, erstens durch ihre constante Zusammensetzung aus einer primitiven Dottermembran und secundären im Eierstock selbst gebildeten Auflagerungen auf dieselbe (Eikapseln, J. Mueller), zweitens durch wunderbare Structurverhältnisse dieser beiden Bestandtheile, und drittens durch die, wie es scheint, bei allen Fischen vorhandene Mikropyle. Reichert unterscheidet zwei Hüllen am Fischei; die innere, unmittelbar den Dotter umhüllende Haut, eine zarte 0,003—0,008‴ dicke Membran, zeigt bei allen Fischen eine punktirte, chagrinartige Zeichnung, sowohl auf ihrer inneren, als auf ihrer äusseren Oberfläche; die einzelnen, meist ausserordentlich feinen Pünktchen, erscheinen häufig zu regelmässigen, sich kreuzenden Linien geordnet. Reichert ist der Ansicht, dass diese punktirte Haut nicht als einfache primitive Dottermembran, sondern bereits als eine durch mehrfache aufgelagerte Schichten verdickte Dottermembran anzusehen sei. Die punktirte Zeichnung betrachtet er als den optischen Ausdruck feiner Röhrchen, welche die Membran radiär durchsetzen, obwohl er auf Querschnitten keine radiäre Streifung wahrnehmen konnte. Die zweite Eihülle verhält sich verschieden bei verschiedenen Fischen. Bei dem Barsch (*perca fluviatilis*) ist diese beträchtlich (0,05‴) dicke Hülle nach J. Mueller's Entdeckung radial durchsetzt von einer ungeheueren Anzahl (11,000) zierlicher, korkzieherartig gewundener Röhrchen, welche auf der äusseren Oberfläche (wahrscheinlich auch auf der inneren) mit trichterförmigen Erweiterungen jede im Centrum einer sechsseitigen Facette münden. Entstehung und Bedeutung dieser merkwürdigen Porenkanäle sind durchaus noch dunkel; die Eihülle, in welcher sie liegen, scheint

eine amorphe Belegmasse, vielleicht eine Ausschwitzung des Epithels des Follikels, in welchem das Ei sich bildet, zu sein; ob aber die Röhrchen nur Lücken in dieser homogenen Masse sind, oder durch Auswachsen von Zellen entstehen, ist erst durch weitere Beobachtungen zu entscheiden. Die Facetten der Oberfläche sind nach Reichert nur Abdrücke der Zellen des eben genannten Epithels. Bei anderen Fischen, z. B. beim Hecht, besteht die zweite Hülle nur aus einer vollkommen homogenen, ausserordentlich hyalinen Schicht, die als lichter Saum um die punktirte Haut erscheint. Bei noch anderen erscheint diese Hülle sammtartig in Folge zahlloser auf ihrer Oberfläche vorhandener cylindrischer, zäher Stäbchen (Reichert). Die ohnstreitig wichtigste Eigenthümlichkeit der Hülle des Fischeies ist die zuerst von Bruch am Forellenei, von Reichert aber bei allen Cyprinoiden und anderen Fischen entdeckte constante Anwesenheit einer Mikropyle, eines durch die ganze Dicke beider Eihüllen, bis auf den Dotter gehenden Kanales mit weiter trichterförmiger äusserer Oeffnung und engem inneren Hals, wie aus beifolgender schematischen

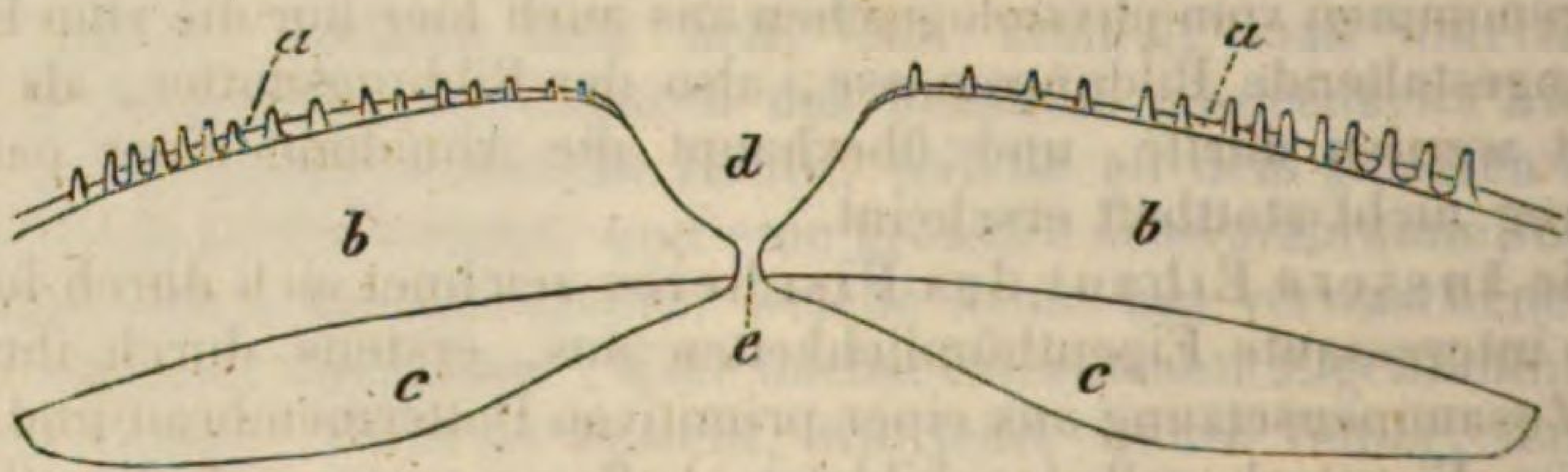


Abbildung der Mikropyle von *Cyprinus Dobula* nach Reichert einleuchtet. *a* bedeutet die sammtartige äussere, *b* die chagrinartig punktirte innere Eihülle, *c* eine eigenthümliche Eiweissschicht, welche in der nächsten Umgebung des Mikropylenkanales an der Innenfläche der Eiweisshülle sich findet, *d* den äusseren trichterförmigen Theil, *e* den engen inneren Hals des Mikropylenkanales.

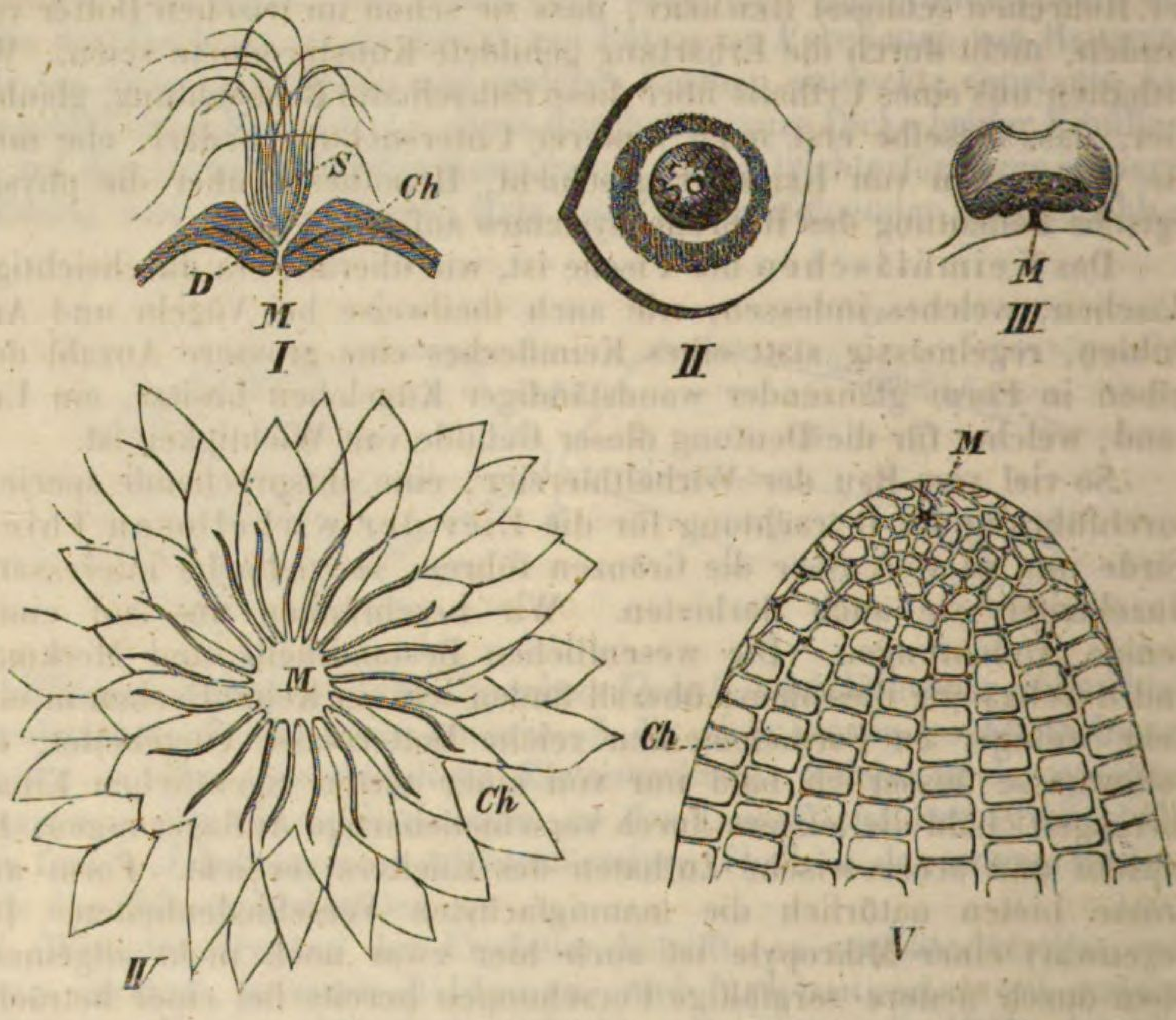
Was den Dotter der Fischeier betrifft, so zerfällt derselbe, wie schon erwähnt, in einen Bildungs- und Nahrungsdotter; ersterer bildet eine dünne peripherische Schicht, welche etwa die Hälfte des Eies umfasst, letzterer füllt den übrigen Theil der Eihöhle aus. Formelemente sind im Allgemeinen spärlicher als bei den übrigen Wirbelthieren in der zähen Grundflüssigkeit des Dotters enthalten; zuweilen findet man auch bei Fischen krystallinische Dotterplättchen, welche ebenso mit Unrecht, wie bei den Batrachiern, als Stearinkrystalle ausgegeben werden. Häufiger als bei anderen Wirbelthieren findet man dagegen freie Fetttropfen von verschiedener Grösse, besonders häufig peripherisch im Nahrungsdotter an der Stelle, wo er vom Bildungsdotter überzogen wird. Eine ganz wunderbare Structur hat Reichert neuerdings am Nahrungsdotter des reifen Hechteies, andeutungsweise auch bei einigen anderen Fischeiern beobachtet. Er sah auf der Oberfläche neben den Oeltröpfchen zahlreiche kreisförmige Contouren, meist von geringerem Durchmesser als die Oel-

tröpfchen, mehr weniger dicht nebeneinander, während das Innere des frischen Dotters homogen erschien. An feinen Durchschnitten erhärteter Dotter aber ergaben sich diese kreisförmigen Contouren als die peripherischen Mündungen zahlreicher, den Dotter radiär durchsetzender, gegen einen Scheitelpunkt convergirender, meist Sförmig gebogener, feinerer und gröberer Röhrchen, welche indessen in jenem Scheitelpunkt nicht mit freien Mündungen endigen, sondern durch eine flache parabolische Krümmung in entsprechend rückläufige Röhren umbiegen sollen. Aus dem Umstande, dass die äusseren Mündungen schon am frischen Dotter sichtbar sind, ferner aus der stets gleichen Configuration der Röhrchen schliesst Reichert, dass sie schon im frischen Dotter vorhanden, nicht durch die Erhärtung gebildete Kunstproducte seien. Wir enthalten uns eines Urtheils über diese räthselhafte Beobachtung, glauben aber, dass dieselbe erst noch weiterer Untersuchung bedarf, ehe man, wie jetzt schon von Reichert geschieht, Hypothesen über die physiologische Bedeutung des Röhrchensystemes aufstellen darf.

Das Keimbläschen der Fische ist, wie überall, ein durchsichtiges Bläschen, welches indessen, wie auch theilweise bei Vögeln und Amphibien, regelmässig statt eines Keimfleckes eine grössere Anzahl derselben in Form glänzender wandständiger Kügelchen besitzt, ein Umstand, welcher für die Deutung dieser Gebilde von Wichtigkeit ist.

So viel vom Bau der Wirbelthiereier; eine entsprechende specielle Durchführung der Betrachtung für die Eier der wirbellosen Thiere würde uns zu weit über die Gränzen führen, so vielfache interessante Einzelheiten sie auch darbieten. Wir beschränken uns auf einige wenige Andeutungen. Die wesentlichen Bestandtheile und Merkmale sind durchgängig dieselben; überall finden wir ein Keimbläschen in eine mehr weniger an Formelementen reiche Dottermasse eingebettet, die Dottermasse äusserlich bald nur von einer zarten eigentlichen Eihaut überzogen, bald die letztere durch verschiedenartige Auflagerungen, Eikapseln und accessorische Zuthaten des Eileiters verdickt. Form und Grösse bieten natürlich die mannigfachsten Verschiedenheiten. Die Gegenwart einer Mikropyle ist auch hier zwar noch nicht allgemein, allein durch neuere sorgfältige Forschungen bereits bei einer beträchtlichen Anzahl von Thieren der verschiedensten Klassen nachgewiesen. So haben Leuckart's fleissige Bemühungen die Mikropyle in den wunderbarsten Formverschiedenheiten als Gemeingut fast aller Insecteneier dargethan, J. Mueller hat schon vor längerer Zeit einen Mikropylenkanal am Holothurienei entdeckt, Leuckart denselben bestätigt, Leuckart und Keber eine gleiche Einrichtung am Ei von Anodonta beobachtet, Meissner eine offene Mündung am Ei von *Mermis albicans* und von *Ascaris mystax* beschrieben (letztere Beobachtung wird freilich von Bischoff als irrig angefochten). Ganz besonders verweisen wir auf Leuckart's Arbeit und Abbildungen; die reichen Aufschlüsse, welche uns dieselbe über den Bau des Insecteneies verschafft, sind in mehrfacher Beziehung von unendlichem Interesse; es ist ebenso interessant, die mannigfachen Conformationen und Zeichnungen des sogenannten Chorions (*Ch*), d. h.

einer secundär auf die ursprüngliche einfache zarte Dotterhaut (*D*) bei allen Insecteneiern aufgelagerten zweiten Hülle, als die zierlichen Mikropylenbildungen an dem Befruchtungspol derselben zu verfolgen. Nur beispielsweise geben wir einige Abbildungen. *Fig.* 1 stellt einen Durchschnitt der Mikropyle *M* von *Melophagus ovinus* mit einem Saamenpfropf *S*, *Fig.* 2 dieselbe Mikropyle von oben gesehen, *Fig.* 3 den Durchschnitt einer Mikropyle des Eies von *pediculus pubis*, *Fig.* 4 den Mykropylenapparat von *Sphinx populi*, *Fig.* 5 den oberen Eipol von *Colias hyale* dar.



Versuchen wir es nun, auf der gegebenen thatsächlichen Basis einige allgemeine Sätze über die Morphologie des thierischen Eies aufzubauen. Es ist eine alte und noch heutzutage nicht abgethane Streitfrage: ist das Ei als eine Zelle zu betrachten, oder stellt nur das Keimbläschen eine Zelle, das darum gebildete Ei ein Gebilde *sui generis* dar? Unseres Erachtens ist die erstere Anschauung die richtigere, am besten mit Bau, Genese und Entwicklungsmetamorphosen des Eies in Einklang zu bringende, wenn sich auch nicht in Abrede stellen lässt, dass es gewichtige Gründe giebt, welche in einzelnen Fällen wenigstens für eine Zellennatur des Keimbläschens sprechen. Wir betrachten demnach das thierische Ei als eine Zelle, in welcher das Keimbläschen den Kern, der Dotter den Zelleninhalt, die Dottermembran,

wo sie vorhanden, **die Zellmembran** darstellt. Die Beweise für die Richtigkeit dieser Auffassung können wir hier zum Theil nur anticipirend andeuten, da ihre nähere Ausführung Gegenstand späterer Paragraphen sein wird. Das erste Erforderniss für die Führung dieses Beweises ist eine Definition der Zelle im Allgemeinen, und das schon ist eine missliche Aufgabe, weil es so schwer ist, sich von einseitigen Standpunkten völlig zu emancipiren; wie wenig Manche verstanden haben, mit richtigem Takt nur die wesentlichen Merkmale auszuwählen und aus ihnen den Begriff der Zelle zusammenzubauen, davon zeugen die Widersprüche in den mannigfachen Definitionsversuchen, die sich hier und da finden. Wir wollen uns keineswegs vermessen, eine erschöpfende absolut richtige Begriffsbestimmung zu geben, sprechen daher nur als subjective Ueberzeugung aus, dass unter Zelle eine unter gewissen, so gut wie gänzlich unbekannten, Bedingungen um ein primär entstandenes organisirtes Attractionscentrum, das wir Kern nennen, abgelagerte, in bestimmter Form nach aussen abgegränzte Mischung thierischer Stoffe zu verstehen ist, welche sich insbesondere durch die Erscheinungen des Wachsthums und der Vermehrung, oder auch durch anderweitige Lebenserscheinungen als selbstständigen elementaren Organismus charakterisirt. Ob sich diese Mischung, die Zellsubstanz, nach aussen mit einer besonderen Membran durch Verdichtung und chemische Metamorphose ihrer äussersten Schichten abgränzt, oder nicht, ist für den Begriff der Zelle ebenso gleichgültig, als das Stattfinden oder Fehlen späterer secundärer Auflagerungen auf die primäre Zellmembran. Das Ei entspricht dieser Definition vollständig. Der folgende Paragraph wird lehren, dass durch die ganze Thierreihe hindurch das sogenannte Keimbläschen als primäre Grundlage auftritt, welche um sich den Dotter als Zellsubstanz niederschlägt, demnach die Rolle eines Kernes spielt; wir glauben, dass dies auch in den Fällen der Fall ist, wo der körnige Dotter sich nicht gleichmässig rings um das Keimbläschen ablagert, sondern wie beim Arachnidenei (V. Carus), oder beim Froschei (Ecker, *Ic. Taf.* XXIII, *Fig.* 1) zunächst als discrete Kugel neben dem Keimbläschen zum Vorschein kommt. In der Mehrzahl der Fälle gränzt sich die Dotterzellsubstanz nach aussen durch eine Membran, welche durch nachträgliche Differenzirung ihrer äussersten Schichten entsteht, ab, und diese Membran wiederum verdickt sich nachträglich sehr oft durch secundäre Auflagerungen, zu welchen, wie es scheint, die Epithelzellen des Eibildungsheerdes das Material liefern. In anderen Fällen kommt es nicht zu einer membranösen Consolidirung der äussersten Dotterschicht, oder nur zu einer mässigen Verdichtung, zur Bildung einer schleimigen, weichen Gränzschicht, wie bei der Substanz der Vogeleizelle. Mögen wir mit Meckel eine *zona pellucida* um den „Bildungsdotter" des Vogeleies annehmen, oder nicht, es bleibt derselbe unzweifelhaft eine vollendete Zelle und wahre Eizelle. Diejenigen, welche irriger Weise noch den Nahrungsdotter zum eigentlichen Ei rechnen, können freilich ein solches Ei mit einer aus verwachsenen Zellen bestehenden äusseren Haut unmöglich als eine Zelle anerkennen; es ist dies zwar theilweise und sogar

von Leuckart geschehen, allein mit einer solchen Dehnung des Begriffes Zelle wird den Gegnern eine Waffe geliefert. Analogien sind keine strenggültigen Beweise; allein sie sind doch werthvolle Stützen. Wir erinnern daher abermals an die Verhältnisse bei den Pflanzen. Das Analogon des thierischen Eies ist zweifelsohne der Embryosack, nicht, wie Manche gemeint haben, das Keimbläschen; dass der Embryosack trotz seiner zuweilen ausserordentlichen Grösse, trotz der verschiedenen in seinem Inneren auftretenden Gebilde eine Zelle ist, als Zelle entsteht, haben Schleiden und Hofmeister zur Evidenz erwiesen. Wir werden unten sehen, dass der Kern der thierischen Eizelle, das Keimbläschen sowohl als die ursprüngliche Membran (*zona pellucida*) ihre Rolle ausgespielt haben, wenn das Ei reif ist, dass bei dem Beginn der Entwicklung ein neuer Kern im Dotter entsteht, und letzteren für sich als Zelle um sich attrahirt, als eine Zelle, für welche die Zona ohne Bedeutung ist. Genau ebenso bei den Pflanzen. Im ausgebildeten Embryosack sind die Zellwand und der von Hofmeister darin constant gefundene Zellkern todte Theile, der Inhalt desselben (der Pflanzendotter) wird für sich lebendig, schafft aus sich Zellen, die Pflanzenkeimbläschen, oder auch ausser diesen noch eine als Endosperm bezeichnete überschüssige Zellenbrut. Also ein vollständiger Parallelismus zwischen Thier- und Pflanzenei in diesen wesentlichen Punkten, die unzweideutige Zellennatur des Embryosacks daher auch ein Grund mehr für die Deutung des thierischen Eies als Zelle. Die Gegner dieser Deutung stützen sich weniger auf directe Beweise, dass das Ei an sich in irgend einem Punkte dem Begriff der Zelle widerspreche (der früher aus der Zusammensetzung des gelben Vogeldotters entlehnte Grund ist jetzt weggefallen), sondern hauptsächlich darauf, dass sie das Keimbläschen als eine Zelle zu erweisen, und damit seine Bedeutung als Kern einer Eizelle zu widerlegen suchen. Die Beweise für die Zellennatur des Keimbläschens dünken uns indessen keineswegs befriedigend, weder in seiner Entstehung, noch in der Zusammensetzung des fertigen liegt ein zwingender Grund, es als eine Zelle zu definiren. Seine Entstehung um den sogenannten Keimfleck als Kern ist zwar behauptet, aber nicht erwiesen worden, während als sichere Beweise gegen die Kernnatur des Keimflecks die Thatsachen sprechen, dass erstens in vielen Eiern der Keimfleck sicher erst nachträglich in dem fertigen Keimbläschen entsteht, dass ferner die Keimflecke oft in beträchtlicher Anzahl, bis zu zwanzig und mehr (Ecker, *Ic. Taf.* XXIII, *Fig.* 1, R. Wagner's *Prodromus, Taf.* I, *Fig.* 11, 15 u. 16, *Taf.* II, *Fig.* 25 u. 26) in einem Keimbläschen auftreten, und drittens, dass sie in manchen Fällen als einfache im Inneren des Bläschens ausgeschiedene Fetttropfen erscheinen, denen man schwerlich die Rolle eines Kernes wird zumuthen wollen. Von viel grösserem Gewicht sind dagegen folgende Thatsachen. Neuere Beobachtungen haben erwiesen, dass in den Eiern gewisser Thiere, so nach Leuckart [14] in den Eiern der Cestoden, dieses Keimbläschen bei der Entwicklung genau die Rolle spielt, welche anderwärts dem Dotter zukommt, d. h. durch fortschreitende Theilung aus sich allein, ohne Concurrenz des

unverändert bleibenden Dotters, einen Haufen von Zellen, aus denen der Embryo angelegt wird, schafft. Es ist unmöglich, in diesem Falle dem Keimbläschen die Bedeutung einer Zelle abzusprechen, aber ganz sicher aus genau denselben Gründen unmöglich, in den gegentheiligen Fällen, wo der Dotter durch Furchung zu den Embryonalzellen wird, diesem die Bedeutung einer Zellsubstanz abzusprechen. Ferner dünkt mir aber selbst das beschriebene Verhalten bei den Cestoden kein entscheidender Grund, nicht auch das ganze Ei als eine Zelle zu betrachten, als eine Zelle, die um eine als Kern fungirende Zelle sich gebildet hat. Diese wunderbare Abweichung im Verhalten des Cestodeneies ist überhaupt eine Thatsache, welche noch mehr Widersprüche in die Zeugungslehre bringt, als den eben angedeuteten. Vom physiologischen Standpunkte dürften wir bei den Cestoden nur das Keimbläechen Ei nennen, doch ist das morphologische Verhalten des ganzen Eies mit seiner um das Keimbläschen vorhandenen Dottersubstanz und Dottermembran und deren secundärer Hülle dem der übrigen Eier, bei denen der Dotter zum Embryo wird, so vollständig gleich, dass es als eine unverantwortliche Willkühr erschiene, nicht dieses ganze Ei, sondern das Keimbläschen als Analogon des Säugethiereies u. s. w. zu betrachten. Nennen wir aber bei den Cestoden das Keimbläschen und auch das Ei eine Zelle, so fragt es sich weiter, ob wir berechtigt sind, deswegen auch bei allen übrigen Eiern das Keimbläschen eine Zelle zu nennen, trotzdem, dass es weder durch seine Entstehung, noch durch seine späteren Schicksale als solche sich gerirt, sondern als einzigen Lebensact die Attraction der Dottermasse, also eine Kernfunction, zeigt, nach deren Vollendung es untergeht, um einem neuen unzweifelhaften Kern Platz zu machen. Wir getrauen uns nicht, eine bestimmte Antwort zu geben, glauben aber, dass sich diese Berechtigung schwer erweisen lässt, noch weniger, dass in diesem Falle die Analogie, so hoch wir sonst ihren Werth schätzen, ein zwingender Grund sei; es scheint uns das Verhalten des Cestodeneies und Consorten eine Grundverschiedenheit, die sich vorläufig mit dem Verhalten der übrigen Eier nicht unter einen Hut bringen lässt. Wir kommen auf die Thatsache selbst bei der Lehre von der Entwicklung speciell zurück.

[1] Die Literatur über die Morphologie des Eies ist so unendlich gross, dass wir uns hier nur auf Nennung der Hauptarbeiten bei den verschiedenen Thierklassen beschränken. Die erste ausführliche alle Klassen der Thiere umfassende Arbeit über das Ei, in welcher durch sorgfältige Untersuchungen der Beweis für die morphologische Identität dieses Gebildes in allen Klassen geführt wurde, ist R. Wagner's *Prodromus historiae generationis hominis atque animalium*, *Lipsiae* 1836. Der Entdecker des Säugethiereies ist v. Baer, *de ovi mammalium et hominis genesi*, *Lipsiae* 1827; er fand das wahre Ei, während man bis dahin den Bildungsfollikel desselben, das sogenannte *ovulum Graafianum*, als Ei betrachtet hatte. Der Entdecker des Eikernes, des Keimbläschens, ist Purkinje, *Symbola ad ovi avium historiam ante incubationem*, *Lipsiae* 1830, daher dasselbe auch den Namen des Purkinje'schen Bläschens führt; der Entdecker des Keimflecks endlich ist R. Wagner. Die genauesten Aufschlüsse über den Bau des Säugethiereies verdanken wir Bischoff's trefflichen Untersuchungen: *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies* (gekrönte Preisschrift), Braunschweig 1842, *Entwicklungsgeschichte des Hundeeies*, Braunschweig 1845, *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, Giessen 1852, u. *Entwicklungsgeschichte des Reheies*, Giessen 1854. In diesen Grundwerken ist die ganze Geschichte des Säugethiereies mit den bezüglichen Quellenangaben

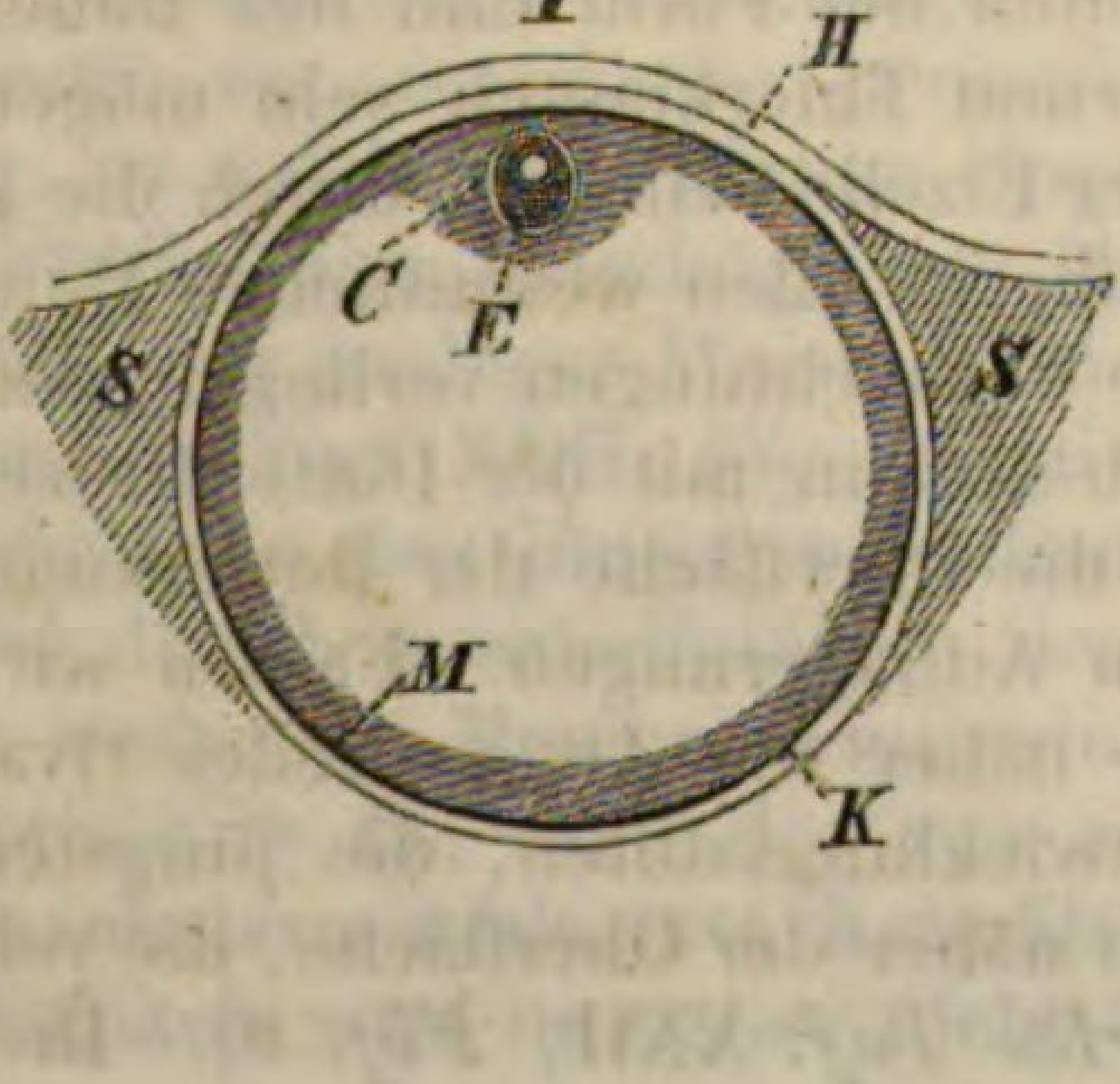
sorgfältig zusammengestellt. — [2] H. Meyer, *über das Säugethierei*, Mueller's *Arch.* 1842, pag. 17. Schon früher war eine Zusammensetzung der *zona pellucida* aus mehrfachen Schichten und Häuten wiederholt behauptet, aber nie direct erwiesen worden. So unterschied R. Wagner früher ein äusseres Chorion von einer inneren eigentlichen Dotterhaut, und liess beide durch eine interstitielle Flüssigkeitsschicht von einander getrennt sein (Mueller's *Arch.* 1835, pag. 374). Krause betrachtete die Zona als dicke, nur äusserlich von einer dünnen Membran überzogene Eiweissschicht (Mueller's *Arch.* 1837, pag. 27) u. s. f. — [3] Vergl. Koelliker, *Nachweis eines besonderen Baues der Cylinderzellen des Dünndarms*, *Verh. d. Würzb. Ges.* 1855, Bd. VI; Funke, *Beiträge zur Phys. der Verdauung*, *Ztschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. VII. pag. 315; Leuckart, *Nachweis der Porenkanälchen in den Epidermiszellen von Ammocoetes, nebst allgem. Bemerkungen über Porenkanäle in Zellenmembranen v.* Koelliker, *Verh. d. Würzb. Ges.* 1856, Bd. VII. pag. 193. — [4] J. Mueller, *über den Kanal in den Eiern der Holothurien*, *Monatsbericht d. Berl. Akademie*, *April* 1851, Mueller's *Arch.* 1854, pag. 60; Leuckart, *Zusatz zu* Bischoff's *Schrift: Widerlegung des von Dr.* Keber *bei den Najaden u. von Dr.* Nelson *bei den Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei*, Giessen 1854. — [5] J. Mueller, *über zahlreiche Porenkanäle in der Eikapsel der Fische*, *Monatsber. d. Berl. Akad.*, März 1854, Mueller's *Arch.* 1854, pag. 186; Reichert, *über die Mikropyle der Fischeier*, und *über einen bisher unbekannten eigenthümlichen Bau des Nahrungsdotters reifer und befruchteter Hechteier*, Mueller's *Arch.* 1856, pag. 83. — [6] C. Bruch, *über die Mikropyle der Fische*, *Sendschreiben etc.* *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VII. pag. 172. — [7] Leuckart, *über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung*, Mueller's *Arch.* 1855, pag. 90. — [8] Die vorübergehende Bildung einer Mikropyle ist zwar bei den Thieren nirgends beobachtet, und vielleicht auch nicht recht wahrscheinlich, weil die Hüllen des reifen Eies überhaupt keine Lebenserscheinungen mehr zeigen; bei den Pflanzen ist ein Beispiel dafür durch die ausserordentlich interessanten Beobachtungen von Pringsheim über den Befruchtungsvorgang bei Algen, und zwar bei Oedogonium, mit völliger Bestimmtheit nachgewiesen. Pringsheim (*Unters. über Befruchtung und Generationswechsel der Algen*, Berlin 1856) sah die Mikropyle an der reifen (Ei)zelle unmittelbar vor dem Eindringen der Saamenzellen unter seinen Augen sich bilden. Wir kommen auf diese Thatsache bei der Befruchtungslehre zurück. Behauptet wurde die vorübergehende Bildung einer Mikropyle beim Kaninchenei von Barry. — [9] Barry, *Philosoph. transactions for the year* 1840, Part. II. pag. 533 (Plate XXII. u. XXXIII.). Es soll sich nach ihm vor der Befruchtung das Keimbläschen an eine Stelle der Peripherie begeben, und an dieser eine rissartige Oeffnung bilden, welche sich nach dem Eintreten der Saamenfäden wieder schliesse. Er vertheidigt diese Annahme neuerdings (Mueller's *Arch.* 1850, pag. 553, *Taf.* XVI, *Fig.* 1) und sucht daselbst die Bildung der Mikropyle theoretisch zu erklären. Es bedürfen indessen diese Angaben Barry's, wie so manche andere, von denen später die Rede sein wird, einer Constatirung durch andere bewährte Beobachter. — [10] Die in Rede stehende Beobachtung Meissner's (*Beob. über das Eindringen der Saamenelemente in den Dotter*, I. (*Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VI. pag. 208 (248), *Taf.* VII, *Fig.* 11) ist kurz folgende. Das betreffende Kaninchenei war, wie dies bei diesen Thieren stets im Eileiter geschieht, von einer dicken aufgelagerten Eiweissschicht umgeben. Unter dieser völlig unversehrten Eiweisshülle zeigte die Zona eine von verdickten Rändern umgebene Oeffnung, in welche der Dotter scharfbegränzt mit einer uhrglasartigen Wölbung hineinragte, ohne auszufliessen. — [11] Wir glauben überhaupt, dass den sogenannten Kernkörperchen durchaus nicht die Wichtigkeit und die bestimmte Rolle bei der Entstehung und Vermehrung der Zellen zukommt, die ihnen von vielen Histiologen noch zuerkannt wird. Höchst wahrscheinlich sind es in der Mehrzahl der Fälle zufällige, oft nachträgliche Niederschläge im Kerninhalt, oder von vornherein geformte Bestandtheile desselben. In der Pflanzenhistiologie war man früher auch einmal geneigt, den Kernkörperchen analoge Wichtigkeit beizulegen, seitdem man aber ihre Bildung näher beobachtet hat, seitdem man bestimmt weiss, dass z. B. Stärkmehlkörnchen auch als Kernkörperchen auftreten können, ist man davon zurückgekommen. — [12] Die richtige Deutung des Vogeleies rührt zwar schon von v. Baer her, war indessen gegen die herrschend gewordene Auffassung des ganzen gelben Dotters als Ei in den Hintergrund getreten. H. Meckel v. Hemsbach gebührt das Verdienst, dieselbe wieder zu Ehren gebracht und mit solcher Schärfe erwiesen zu haben, dass sie wohl für immer gesichert ist. S. Meckel, *die Bildung der für partielle Furchung bestimmten Eier der Vögel im Vergl. mit dem* Graaf'*schen Follikel und der Decidua des Menschen*, *Ztschr. f. wiss.*

Zool., Bd. III. pag. 420. Vergl. ferner ECKER, *Icon. Taf.* XXII, Text. — [13] REICHERT, *Beiträge zum heutigen Zustand der Entwicklungsgeschichte*, Berlin 1843, pag. 17. — [14] LEUCKART, *die Entwicklung der Cestoden*, Giessen 1856.

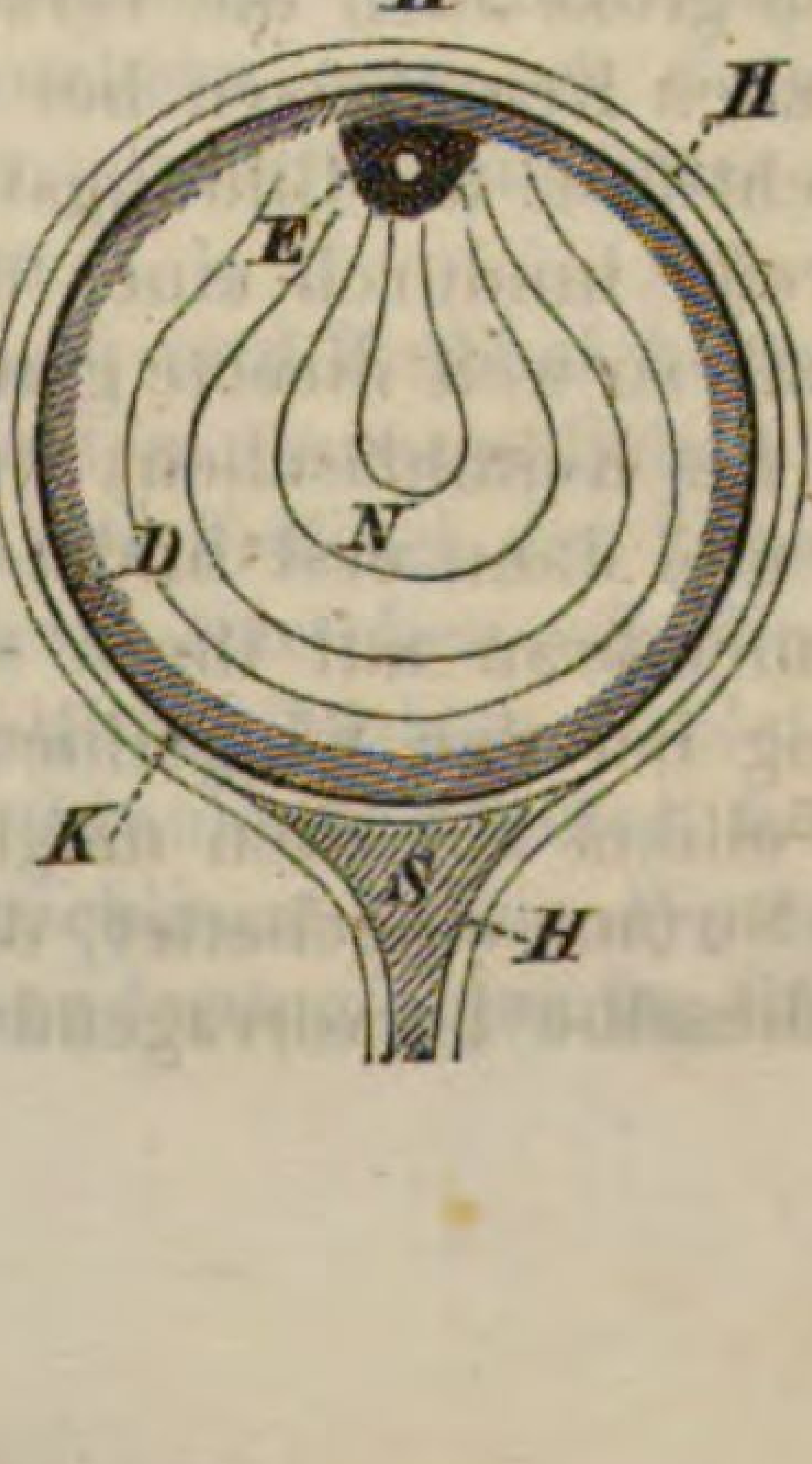
§. 282.

Genese des Eies. Die Bildungsstätten der Eizelle bestehen bei den Wirbelthieren durchgängig in geschlossenen Follikeln, welche in das indifferente Stroma der Keimdrüse eingebettet sind. Diese Drüsenelemente, welche GRAAF'sche Follikel (früher *ovula Graafiana*) Eikapseln, *ovisacs* benannt sind, zeigen im ausgebildeten Zustande beim Menschen folgenden Bau. Es sind vollkommen geschlossene Bläschen, die reifsten bis zu 3''' Durchmesser, deren äussere Wand aus einer mehrfach geschichteten bindegewebigen Kapsel und einer dieselbe innerlich begränzenden structurlosen *membrana propria* (KOELLIKER) besteht. Die Innenseite dieser Kapsel wird austapeziert von einem aus mehrfachen Schichten rundlicher kernhaltiger Zellen gebildeten Epithel, der sogenannten *membrana granulosa*, welche regelmässig an derjenigen Stelle des Follikels, welche nach der Oberfläche des Ovariums gerichtet ist und über dieselbe hervorragt, einen nach innen vorspringenden Hügel, den sogenannten Keimhügel, *cumulus proligerus*, bildet, in dessen Mitte das Eichen selbst eingebettet liegt. Die Zellen der *membrana granulosa* und des Keimhügels, der nur eine Verdickung der ersteren darstellt, zeichnen sich durch ihre zarten Membranen, einen feinkörnigen, häufig mit gelblichen Fetttröpfchen untermischten Inhalt, und grosse, deutliche Kerne aus. Der innere Hohlraum der Kapsel ist von einer schwach gelblichen, serumartigen, eiweisshaltigen, klaren Flüssigkeit ausgefüllt. Vollkommen gleich verhalten sich die Follikel bei den Säugethieren. Es ist unmöglich, Bau und Eigenthümlichkeiten der Follikel speciell durch die Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen; nur ein vergleichender Blick auf den Follikel des Vogeleierstocks sei uns gestattet, um die oben behauptete Identität des gelben Vogeldotters mit der *membrana granulosa* des Säugethierfollikels zur Evidenz zu zeigen. *Fig. I* der beifolgenden schematischen Abbildungen stellt den Durchschnitt eines reifen Säugethierfollikels, *Fig. II* den eines Vogelfollikels dar.

I



II



Während bei den Säugethieren der Follikel im unreifen Zustande ganz in das Stroma *S* des Eierstocks eingebettet liegt, im reifen nur mit einem kleinen Abschnitt über die Oberfläche hervorragt, so dass dieser Abschnitt von der äusseren Haut des Eierstocks *H* überzogen wird, sitzen die reifen Vogelfollikel wie die Beeren einer Traube am Eierstock, so dass dessen äussere Haut *H* sie rings überzieht und an ihrer untersten Stelle als Stiel (*H'*) auf den Körper des Eierstocks übergeht. Der Follikel selbst zeigt bei beiden dieselbe äussere bindegewebige Kapsel *K*. Diese Kapsel wird bei beiden innerlich von Zellen ausgekleidet, nur mit dem Unterschiede, dass diese Zellen bei den Säugethieren lediglich wandständig, als ein geschichtetes Epithel *M*, *membrana granulosa*, welches sich an der oberflächlichsten Stelle zum Keimhügel *C* verdickt, angeordnet sind, während beim Vogel diese Zellen die ganze Follikelhöhle *N* erfüllen, und ihre äussersten Lagen zu einer Membran, der sogenannten Dottermembran *D*, verwachsen sind. An der oberflächlichsten Stelle des Follikels liegt bei beiden das Ei *E*, beim Säugethier in dem sogenannten Keimhügel, aus Zona, Dotter und Keimbläschen bestehend, beim Vogel als sogenannter Bildungsdotter nur aus Dotter und Keimbläschen bestehend, wenn sich nicht die von Meckel angenommene (schleimige) Zona bestätigt. Es bedarf keines deutlicheren Hinweises auf die klar zu Tage liegende Analogie. Wäre noch ein Zweifel möglich, so muss er fallen, wenn wir die späteren Schicksale des Follikels nach dem Austritt des Eies betrachten. Wir werden unten sehen, dass, während beim Vogel die *membrana granulosa* als gelber Nahrungsdotter mit dem Ei austritt, der völlig entleerte Follikel daher gänzlich zusammenfällt, beim Säugethier die *membrana granulosa* im Follikel zurückbleibt, und nach dem Austritt des Eies durch mächtige Wucherung ihrer Zellen zum sogenannten gelben Körper wird, dessen Identität mit dem Nahrungsdotter des Vogels handgreiflich ist.

Bei der grossen Mehrzahl der wirbellosen Thiere entstehen die Eier nicht in geschlossenen Follikeln, sondern in der freien Höhle der schlauchförmigen Keimdrüsen in der Weise, dass ihre ersten Anfänge in den hintersten blinden Anfängen der Schläuche sich bilden, ihre weitere Entwicklung aber während des allmäligen Vorrückens nach dem Ausgang der Geschlechtsdrüse zu stattfindet.[1]

So gross auch die Verschiedenheiten der Form und des Baues der weiblichen Keimdrüsen bei verschiedenen Thierklassen sein mögen, so viel steht fest: der Bildungsvorgang der Eizelle selbst ist durch die ganze Thierreihe hindurch einer und derselbe in allen wesentlichen Punkten. Ueberall, so weit directe glaubwürdige Beobachtungen vorliegen, entsteht zuerst das Keimbläschen, welches sich sodann mit der Dottermasse umhüllt, und dann erst bildet sich um die Oberfläche der Dotterkugel die Dottermembran mit ihren secundären Auflagerungen. Fassen wir den Vorgang bei den Säugethieren etwas näher in's Auge. Jedes Ovarium zeigt Follikel auf allen möglichen Entwicklungsstufen, die jüngsten tief in das Stroma eingebettet, die reiferen näher der Oberfläche, die reifsten über dieselbe hervorragend (Ecker, *Ic. Taf.* XXII, *Fig.* 8). Die Bil-

dungsgeschichte des Eies fällt mit der des Follikels zusammen, die jüngsten Follikel bestehen nur aus kleinen rundlichen Häufchen von engverbundenen Zellen, diese Zellenhäufchen erscheinen alsbald von einer scharf contourirten, anscheinend structurlosen Membran überzogen und durch sie scharf nach aussen abgegränzt. Ob diese Gränzmembran durch Verschmelzung der äussersten Zellenlage, oder durch Consolidirung eines amorphen Blastems entstehe, darüber streitet man noch, sie stellt die erste Anlage jener nach Koelliker auch im reifen Follikel noch unter der Zellgewebskapsel vorhandenen *membrana propria* dar. Bald darauf zeigt sich in der Mitte des Häufchens ein deutlich vor den Zellen sich auszeichnendes lichtes Bläschen mit einem dunkeln, sphärischen Kern im Inneren, welches die folgenden Stadien unzweifelhaft als das Keimbläschen mit dem Keimfleck legitimiren. Nach dem Erscheinen desselben sieht man die Zellen der Follikelanlage sich in einfacher Lage zu einem Epithel an der äusseren Wand ordnen, und zu gleicher Zeit um das centrale, von dem Epithel noch ringsum begränzte Keimbläschen einzelne feinere und gröbere, blässere und dunklere Körnchen sich niederschlagen, welche allmälig zu einem grösseren rundlichen Haufen, in welchem meist excentrisch das Keimbläschen liegt, sich vermehren. Kurz, es umlagert sich das Keimbläschen mit einem Hof jener als Dottersubstanz beschriebenen Emulsion, und erst später bildet sich auf der Oberfläche dieses Dotters eine im Anfang ausserordentlich zarte, allmälig fester und dicker werdende Membran aus, sei es durch Niederschlag von aussen auf die Dotterkugel, oder durch eine Verdichtung und chemische Umwandlung der äussersten Schicht der zähen Bindesubstanz des Dotters selbst. Die allmälige Verdickung, welche die Dottermembran zur Zona macht, scheint uns unzweifelhaft durch Auflagerung von aussen zu geschehen. Das mit der Bildung der Zona vollendete Ei füllt den Follikel vollständig aus, wird ringsum von jener einfachen Epithelschicht der primitiven Zellen begränzt. Die weiteren Veränderungen, welche dieser Primordialfollikel eingeht, sind kurz folgende. Während sich äusserlich um jene structurlose *membrana propria* allmälig die Bindegewebskapsel entwickelt, wird durch Ausscheidung und Ansammlung von Flüssigkeit im Centrum das junge Eichen an die Wand gedrängt, der Follikel mehr und mehr ausgedehnt. Gleichzeitig beginnt die einfache wandständige Zellenlage durch massenhafte Vermehrung ihrer Elemente zur *membrana granulosa* zu wuchern, um an derjenigen Stelle, an welcher das Eichen eingedrängt ist, dasselbe mit einer dicken Zellenhülle, dem Keimhügel, zu überwuchern.

In ganz analoger Weise entwickeln sich Ei und Follikel beim Vogel (Ecker, *Ic. Taf.* XXII, *Fig.* 5 u. 6) mit folgenden unwesentlichen Unterschieden. In den jüngsten Stadien gleichen die Follikel der Vögel vollständig den Primordialfollikeln der Säugethiere, bestehen wie diese aus einer einfachen Membran mit einfacher Epithelzellenlage, welche eng das primitive Ei, d. h. das von einem membranlosen Haufen körniger Dottersubstanz umlagerte Keimbläschen umschliesst. Das Wachsthum des Follikels wird nun aber nicht durch Absonderung einer im Centrum

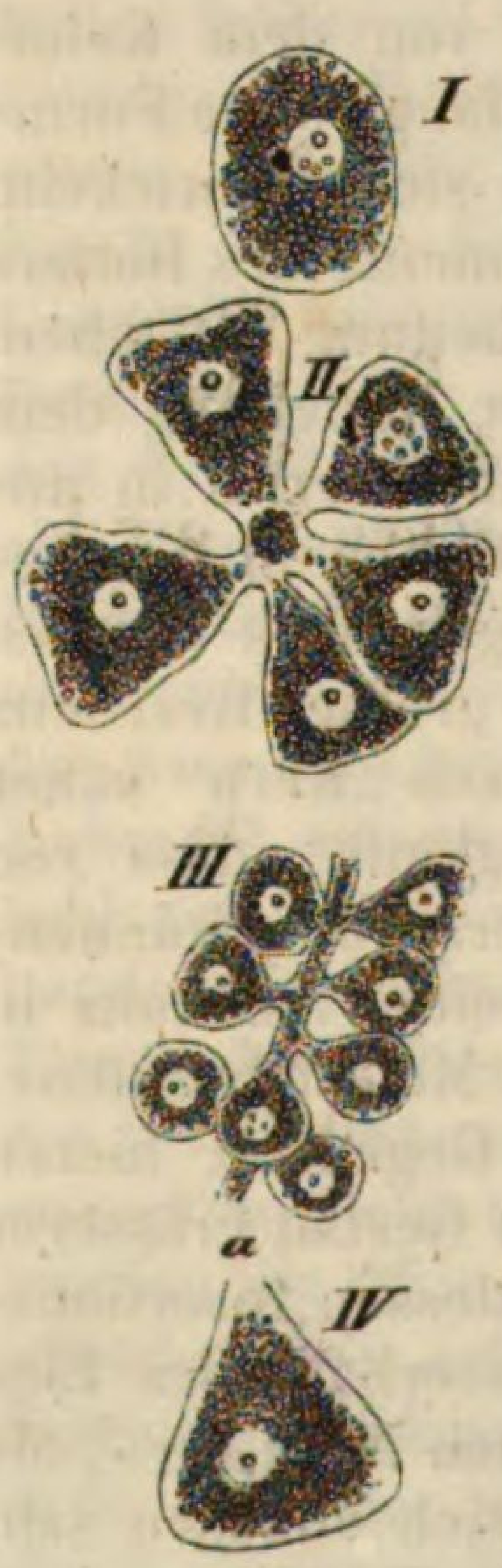
sich ansammelnden Flüssigkeit, sondern unmittelbar durch Wucherung der Epithelzellen, welche die ganze Höhle erfüllen und das Ei an die Peripherie drängen, hervorgebracht. Durch diesen Unterschied in der Weiterentwicklung des Follikelepithels wird dasselbe statt zur *membrana granulosa* zum Nahrungsdotter, und so liefert uns die Verfolgung der Follikelentwicklung bei den Vögeln abermals einen unzweideutigen Beweis für die Deutung des Nahrungsdotters als Follikelepithel.

In seinen Grundzügen bleibt, wie erwähnt, der Eizellenbildungsprocess durch die ganze Thierreihe derselbe, besteht überall in einer Umbildung der Eizellensubstanz um das primäre Keimbläschen.[2] Es sind freilich, besonders in früherer Zeit, auch mannigfache abweichende Ansichten aufgestellt und vertheidigt worden. Besonders hartnäckig ist von einigen Seiten, vor Allem von Reichert, behauptet worden, dass um das Keimbläschen als Kern zunächst die Zellmembran des Eies, die Dotterhaut, sich bilde, und dann erst zwischen Membran und Kern der Dotter als Inhalt allmälig sich ablagere, die Membran vom Kern abhebend und ausdehnend. Wir können hier nicht ausführlich auf eine Kritik der speciellen Beobachtungen eingehen, auf welche Reichert sich stützt, glauben aber mit der Mehrzahl der Physiologen, dass auch diese Fälle unter das allgemeine Gesetz gehören, nach welchem die Dotterhaut erst nach dem Dotter sich bildet, wenn auch in einigen Fällen früher als in anderen. Ganz entschieden irrig sind Coste's Beobachtungen, durch welche er zu der sonderbaren Behauptung verführt wurde, dass die Dottermembran das zu allererst gebildete Element der Eizelle sei, das Keimbläschen erst nachträglich endogen in ihr sich bilde. Ueber die Bildungsweise des Keimbläschens fehlt es noch an genügenden Beobachtungen; es ist zwar vielfach behauptet worden, dass es sich um den Keimfleck bilde, wie das Ei um das Keimbläschen, allein mehr einem aprioristischen Zellenbildungsschema zu Liebe, als auf sichere Beobachtungen hin. Es wird eine solche Bildungsweise des Keimbläschens unzweideutig widerlegt durch die Thatsache, dass bei manchen Thieren das Keimbläschen Anfangs ohne Keimfleck ist, letztere einfach oder in Mehrzahl erst nachträglich aus dem Inhalt des Bläschens sich niederschlagen, oder, wie beim Frosch, Anfangs in sehr geringer Anzahl vorhanden sind, und nachträglich sich vervielfachen. Es kommen in der Thierreihe gewisse Abweichungen von dem Gange der Eibildung, den wir bei den Säugethieren beschrieben haben, vor, welche indessen unseres Erachtens unwesentliche sind, nicht, wie von Manchen behauptet worden ist, Einwände oder Ausnahmen von dem Bildungsgesetz begründen. So schlagen sich nicht überall die Dotterkörnchen mit ihrer Bindemasse allmälig direct um das Keimbläschen nieder, sondern erstens giebt es Fälle, wo die Dotteremulsion in einer besonderen Abtheilung der Keimdrüse für sich gebildet wird, und als fertige Masse sodann von dem in diese Abtheilung gelangenden Keimbläschen angezogen wird, zweitens finden wir in anderen Fällen diese körnige Emulsion Anfangs nicht um den Dotter, sondern neben dem Dotter als besondere Kugel oder Halbkugel (Dotterkern V. Carus) gelagert. Letzteres ist z. B.

beim Froschei, ersteres bei den Trematoden der Fall. Die Keimdrüse der Trematoden zerfällt in einen Keimstock und einen Dotterstock, in ersterem entstehen die Keimbläschen, in letzterem die Dotteremulsion; beide münden in einen gemeinschaftlichen Raum, in welchem die herabrückenden Keimbläschen sich jedes mit einer Kugel der hinzutretenden Dottermasse umlagern. Es bleibt auch in diesem Falle die wesentliche Eigenthümlichkeit der Eizellengenese, dass ein primär entstandenes Keimbläschen als Attractionscentrum für ein zur Zellensubstanz werdendes Blastem dient; ob dieses Blastem an einem besonderen Orte oder direct um das Keimbläschen gebildet, und in dem Maasse, als es entsteht, von dem Keimbläschen angezogen wird, dünkt uns für die theoretische Deutung des in Rede stehenden Bildungsvorganges gleichgültig. Beim Frosch umlagert sich das Keimbläschen zunächst mit einer durchsichtigen hyalinen Substanz ohne Formelemente, welche als heller Hof um dasselbe erscheint; erst nachträglich entstehen in dieser Grundmasse die Dotterplättchen, aber nicht gleichmässig an allen Stellen derselben, sondern nur an einer einzigen Stelle als kugliger oder halbkugliger Haufen feiner Körnchen, welcher sich schichtenweise verkleinert, indem seine Elemente sich allmälig der durchsichtigen Dottersubstanz beimischen. Erst nach der Entstehung des sogenannten Dotterkernes bildet sich die Dottermembran. Es ist auch dies zweifelsohne nur eine unwesentliche Abweichung, dass die von dem Keimbläschen nach dem Gesetz attrahirte Dottersubstanz Anfangs ohne Formelemente ist, dass diese an einer bestimmten Stelle sich entwickeln, während bei anderen Eiern Bindesubstanz und Formelemente des Dotters gleichzeitig und von Anfang an in gleichmässiger Vertheilung entstehen. Nach V. Carus [3] verhält sich das Spinnenei in dieser Beziehung dem Froschei analog. Schon früher war von v. Siebold und Wittich in unreifen Eiern einiger Spinnenarten neben dem Keimbläschen in der homogenen Dottersubstanz ein runder Kern von feinkörniger, nach Wittich concentrisch geschichteter Beschaffenheit und ziemlich grosser Resistenz gegen Druck beschrieben worden. Carus, welcher diesen „Kern" näher untersucht und denselben Dotterkern genannt hat, glaubt, dass von demselben die Bildung des feinkörnigen „Bildungsdotters" des Spinneneies ausgehe, indem er sich unter allmäliger Abgabe seiner Substanz in Gestalt feiner, der Dotterflüssigkeit sich beimengender Molecüle auflöse, daher im reifen Ei gänzlich verschwunden sei. Im Gegensatz hierzu lässt Carus die Bestandtheile des „Nahrungsdotters" in Gestalt grösserer Fetttröpfchen an der Peripherie des Eies, nämlich an dessen Insertionsstelle entstehen, und zwar durch Vermittlung der ausserhalb des Eies befindlichen Zellen. Wittich ist insofern in Widerspruch mit Carus, als er den genannten Dotterkern nicht in Dottersubstanz sich auflösen sah, sondern durch Verflüssigung seines Inhaltes und Verdichtung seiner Peripherie zu einer Membran in eine eigenthümliche Kapsel verwandelt noch im reifen Ei fand, wodurch er natürlich seine Bedeutung als Matrix des Dotters und Analogon des Dotterkernes im Froschei verlieren würde. Wir können nicht entscheiden, welche Beobachtungen die

richtigeren; welche es aber auch sein mögen, in keinem Falle begründen sie eine Grunddifferenz der Genese des Spinneneies, welche, wie Carus selbst hervorhebt, in gleicher Weise wie beim Säugethierei auf eine primäre Keimbläschenbildung, Umlagerung desselben mit Dottersubstanz und endliche Bildung einer Dottermembran hinausläuft.

Eine ganz eigenthümliche Bildungsweise der Eier ist neuerdings von G. Meissner [4] bei *Mermis albicans* und *Ascaris* (*mystax*, *marginata* und *megalocephala*) beschrieben worden, welche, wenn sich alle Angaben Meissner's bestätigten, allerdings eine wesentliche Abweichung von dem bei den übrigen Thieren erwiesenen Bildungsprocesse darstellen würde. Es sollen bei den genannten Thieren die Eier nicht jedes für sich, durch Umlagerung eines Keimbläschens mit ursprünglich nackter Dottermasse, sondern gleichzeitig in grösserer Anzahl durch eine Theilung einer ausgebildeten membranwandigen Mutterzelle in folgender Weise entstehen. Im obersten blinden Ende des Keimdrüsenschlauches entstehen nach Meissner kernhaltige, mit einer Membran versehene Zellen, die weiblichen Keimzellen, deren Inhalt sich bei weiterem Wachsthum der Zellen durch zahlreich hervortretende glänzende Körnchen allmälig trübt und ganz das Ansehen des Dotters der späteren Eier erhält (*Fig.* 1). Der Kern theilt sich nun, die Tochterkerne theilen sich wieder, und so entsteht eine bei den verschiedenen Gattungen und Arten verschiedene Anzahl von Kernen, welche sich an die Wand der Zelle begeben, die Membran derselben, jeder für sich, hernienartig ausbuchten, so dass die Keimzelle endlich das Ansehen von *Fig.* 2 oder 3 erhält. Sie stellt eine Art Traube dar, deren Beeren von den einzelnen, durch je einen Kern hervorgebrachten birnförmig oder dreieckig gewordenen Ausbuchtungen gebildet werden, deren Stiel, der von den Abschnürungen übrig gelassene Theil der ursprünglichen Zelle, entweder wie in 2 (*Ascaris mystax*) nur als rundes Centrum, oder auch, wie in 3 (*Strongylus armatus*), als eine langgestreckte „Rhachis" erscheint.[5] Diese durch Abschnürung gesonderten dreieckigen oder birnförmigen gestielten Theile der Keimzellen sind nun nach Meissner die jungen Eier, welche durch Loslösung, Abreissen ihres Stielchens frei und selbstständig werden sollen (*Fig.* 4). Ihre Membran, welche bei dieser Bildungsweise als ein sich abschnürender Theil der Mutterzellenmembran von Anfang an vor den durch Theilung des Mutterkerns gebildeten Keimbläschen vorhanden ist, bleibt an der Stelle, wo der Stiel von der Rhachis abreisst, offen; diese Oeffnung (*a Fig.* 4), welche nach Meissner durch das Ausfliessen des Dotters bei Anwendung von Druck leicht nachweisbar sein soll, stellt die Mikropyle dar, durch welche



die Saamenelemente, wie wir später sehen werden, in das Innere der Eizelle eindringen. Allein gerade diejenigen Punkte der Meissner'schen Beobachtungen, welche für die genannten Thiere eine so völlig eigenthümliche, ohne Analogie dastehende Entstehungsweise der Eier erweisen würden, sind von gewichtigen Autoritäten mit grosser Bestimmtheit als irrthümlich bestritten worden. Bischoff, Leuckart und Allen Thompson[6] vertheidigen für *Ascaris mystax* eine ganz andere, zuerst von Nelson beschriebene Entstehungsweise der Eier, welche mit der bei allen übrigen Thieren constatirten vollkommen übereinstimmt. Den Kern des Streites bildet die Frage, ob die in *Fig.* 1—4 abgebildeten Producte der Keimdrüse von einer wirklichen Zellmembran umgränzt sind, wie Meissner behauptet, oder nicht, wie seine Gegner behaupten. Ist eine solche Membran vorhanden, dann muss das in *Fig.* 1 dargestellte Gebilde mit Meissner als Mutterzelle, jene Ausbuchtungen in *Fig.* 2 und 3 als Tochterzellen betrachtet werden. Fehlt diese Membran, so lösen sich jene räthselhaften Abweichungen in folgenden einfachen allgemeinen Gang der Eientwicklung auf. Im Ende des Eierstocksschlauches entstehen Bläschen (die sich vielleicht durch Theilung vermehren), die Keimbläschen; diese umlagern sich mit Dotter, der auch hier aus einer zähen Bindesubstanz und darin suspendirten Körnchen besteht, dessen Material von den Wänden der Keimdrüse secernirt wird. Diese jungen Eier, die also aus je einem Keimbläschen und einem darum concentrirten, durch die Attractionskraft des Kernes zusammengehaltenen, nackten Haufen Dottersubstanz bestehen, platten sich bei ihrer innigen Berührung aneinander ab, so dass sie jene dreieckige Form erhalten, haften auch wohl stellenweise durch die zähe Bindesubstanz ihres Dotters zusammen, so dass man jene traubenförmigen Conglomerate erhält, und werden endlich erst in tieferen Theilen des Schlauches mit einer Dottermembran, die sich durch ein aufgelagertes Chorion allmälig verdickt, umhüllt. Ohne eigene Beobachtungen ist ein sicheres Urtheil nicht möglich; wir müssen daher eine Entscheidung zwischen Meissner und seinen Gegnern künftigen Forschungen überlassen. Wenn wir glauben, dass dieselben gegen Meissner ausfallen werden, so haben wir vorläufig keinen besseren Grund, als die Analogie; nur die unzweideutigsten Beweise können zu der Annahme zwingen, dass bei den genannten Thieren eine solche Grundverschiedenheit in einem Processe stattfinde, welcher durch die ganze übrige Thierreihe nach einem und demselben Schema vor sich geht. Ein unzweideutiger objectiver Beweis ist, wie Bischoff mit vollstem Rechte behauptet, für die Existenz einer Membran um jene vermeintlichen Mutterzellen im ursprünglichen, wie im eingeschnürten Zustande, sowie um die eben frei gewordenen vermeintlichen Tochterzellen von Meissner nicht geliefert worden. Das Vorhandensein einer scharfen Contour, wie sie die Zeichnung darstellt, die Resistenz der um die einzelnen Keimbläschen abgegränzten Dotterhaufen sind entschieden nicht als Beweise anzusehen; das Vorhandensein einer Mikropyle, das einseitige Ausfliessen des Dotters durch dieselbe bei Anwendung von Druck, das Zurückbleiben einer leeren Hülle nach der Entleerung

des Dotters wird von BISCHOFF bestimmt in Abrede gestellt. Die Entstehung einer Rhachis, wie sie sich bei Strongylus findet, erklärt BISCHOFF auf folgende Weise: Die Dottermasse wird von den Wänden der Keimdrüse secernirt, nicht von vornherein isolirt um jedes Keimbläschen gebildet, so dass im Anfang der Drüse die Keimbläschen zerstreut in der continuirlichen Dottermasse liegen; erst allmälig attrahirt das Keimbläschen um sich eine Parthie dieser Masse, so dass diese dadurch zerklüftet wird. Die in der Achse verlaufende Rhachis, an welcher die Eier nach der so bewirkten Trennung noch anhaften, stellt den nicht verwendeten Rest der ursprünglich den ganzen Schlauch gleichförmig erfüllenden Dottersubstanz dar.

So lange also nicht bestimmt erwiesen ist, dass die Eier jener Ascariden und Gordiaceen in Bezug auf ihre Bildung ausser dem Gesetze, welches alle anderen Thiere umfasst, stehen, sprechen wir dieses Gesetz folgendermaassen aus: **Die Eizellen sämmtlicher Thiere entstehen nach dem Typus der sogenannten Umhüllungskugeln, indem bei allen ein primär entstandenes, als Kern fungirendes Bläschen, das Keimbläschen, zunächst sich mit der Zellensubstanz, dem Dotter, umlagert, und diese erst durch eine Zellmembran, die Dottermembran, bestimmter nach aussen sich abgränzt.**

[1] Die ausführlichere Beschreibung der Formen der Keimdrüsen bei den Thieren gehört in die vergleichende Anatomie, auf deren Lehrbücher wir daher verweisen. LEUCKART hat sich bemüht, die Momente aufzusuchen, von denen die beiden Grundformen der Eierstöcke, die folliculöse und die schlauchförmige, bedingt werden. Als Hauptmoment betrachtet er die Grösse der Eier: die Bildung grösserer Eier soll folliculöse, die kleinerer Eier schlauchförmige Drüsen erfordern; da die erstere Form aber auch bei den Säugethieren, deren Eier relativ sehr klein sind, sich findet, giebt LEUCKART selbst zu, dass noch andere Motive bestimmend auf die Structur der Keimdrüse einwirken müssen. — [2] LEUCKART a. a. O. pag. 783 hat in kurzen Zügen die Hauptcharaktere der Eibildung bei den einzelnen Thierklassen beschrieben. — [3] Vergl. V. CARUS, *über die Entw. des Spinneneies, Ztschr. f. wissensch. Zool.* Bd. II. pag. 97 (*Taf.* IX.); SIEBOLD, *Lehrb. d. vergl. Anat.* pag. 543 u. WITTICH, *observat. de aranearum ex ovo evolutione, Halis* 1845. — [4] G. MEISSNER, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. V. pag. 207, *Taf.* XV; *Beobachtungen über das Eindringen der Saamenelemente in den Dotter*, ebendaselbst, Bd. VI. pag. 208, *Taf.* VI. — [5] MEISSNER behauptet allerdings nicht direct, dass diese Rhachis mit den beerenförmig ansitzenden Eiern bei *Strongylus armata* auf dieselbe Weise, wie die vermeintlichen Eitrauben bei Ascaris und Mermis, durch Abschnürung einer einfachen Mutterzelle entstanden seien; indessen dürfte, wenn sich MEISSNER's Ansicht für die Bildungsweise der letztgenannten Eier als richtig erwiese, auch für diese „wahre Rhachis" bei Strongylus schwerlich eine andere Deutung übrig bleiben. — [6] Vergl. BISCHOFF, *Widerlegung des von* KEBER *bei den Najaden und von* NELSON *bei den Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoen in das Ei*, Giessen 1854; *über Ei- und Saamenbildung und Befruchtung bei Ascaris mystax, Ztschr. für wissen. Zool.* Bd. VI. pag. 377; ALLEN THOMPSON, *über die Saamenkörperchen, die Eier und die Befruchtung von Ascaris mystax, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VIII. pag. 425.

§. 283.

Chemische Constitution des Eies. Es ist ein Fundamentalsatz der Physiologie, dass die Leistungen jedes thierischen oder pflanz-

lichen Gebildes lediglich von den physikalischen und chemischen Eigenschaften desselben bedingt werden. Wir dürfen und müssen daher auch das eigenthümliche Schicksal der thierischen Eizelle, die Umwandlung zum neuen Individuum von ihrer chemischen Constitution abhängig denken, dürfen vielleicht weiter noch annehmen, dass die Verschiedenheiten der Entwicklungsresultate des Eies theilweise wenigstens in Differenzen der Mischung der Eisubstanz begründet sind, d. h. dass es kleine qualitative oder nur quantitative Modificationen dieser Mischung sind, welche neben morphologischen und physikalischen Eigenthümlichkeiten die Eier der verschiedenen Thiere nicht allein charakterisiren, sondern auch in ursächlichem Verhältniss zu der specifischen Art des Productes der Eientwicklung stehen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist eine möglichst genaue Erkenntniss der Natur und Menge der Eibestandtheile ein dringendes Bedürfniss, so gering auch die Hoffnung, dass wir selbst bei der vollendetsten Lösung dieser Aufgabe jetzt schon im Stande wären, das Wesen des hypothetischen Causalnexus zwischen specifischer Mischung und specifischer Entwicklung zu eruiren. Leider sind aber bis jetzt die Ergebnisse der chemischen Untersuchung der Eisubstanz ausserordentlich dürftig und oberflächlich, und zwar aus folgenden Gründen. Was wir über die Zusammensetzung des Eies wissen, ist theils aus mikrochemischen Untersuchungen, theils aus Analysen des Vogel- und Fischdotters geschöpft. Dass erstere Methode für sich in keinem Falle genügende Auskunft zu verschaffen vermag, da sie uns überhaupt nur gewisse Substanzen auffinden lassen kann, zur Ermittlung quantitativer Verhältnisse aber gänzlich untauglich ist, liegt auf der Hand. Gegen die zweite Methode erhebt sich der gewichtige Einwurf, dass der gelbe Vogeldotter in seiner Hauptmasse nicht Ei, sondern nur accessorische Nahrungssubstanz ist, so dass wir kein Recht haben, seine Zusammensetzung als Prototyp der Eimischung hinzustellen. Wenn nun auch einerseits *a priori* wahrscheinlich ist, dass die Substanz, welche zur ersten Ernährung der Embryoanlage bestimmt ist, nicht wesentlich verschieden von derjenigen sei, aus welcher diese Anlage unmittelbar gebildet wird, andererseits auch die directen Untersuchungen wahren Eizelleninhaltes für eine nächste Verwandtschaft der Zusammensetzung des Bildungs- und Nahrungsdotters sprechen, so ist doch eine vollständige Identität beider, besonders in quantitativer Beziehung, nicht nur nicht erwiesen, sondern sogar durch den mikroskopischen Habitus beider widerlegt. Erstens bilden die massenhaften Zellenmembranen des Nahrungsdotters ein Element, welches dem Bildungsdotter fehlt, zweitens zeigt uns das Mikroskop in ersterem einen bei Weitem grösseren Fettreichthum als in letzterem, zeigt uns ferner, dass dieser Fettgehalt und überhaupt die Mischung nicht einmal in allen Schichten des Nahrungsdotters die gleiche ist, der Zelleninhalt der inneren Schichten (wahrscheinlich durch Fettmetamorphose eiweissartiger Bestandtheile) fettreicher wird. Endlich ist zu bemerken, dass, wenn wir auch von den eben namhaft gemachten Bedenken absehen wollten, doch auch die genaueste Erkenntniss der Zusammensetzung des Vogeldotters immer

nur als Ausdruck der Constitution dieser einen specifischen Eiart betrachtet werden dürfte, die Physiologie aber auf obige Vordersätze hin eine directe Untersuchung aller verschiedenen als verschieden zusammengesetzt vorausgesetzten Thiereier postulirt. Diese wenig trostreichen Erörterungen mussten wir vorausschicken, um eine richtige Beurtheilung des physiologischen Werthes der folgenden Data zu sichern, wir müssen aber auch weiter vorausschicken, dass diese Data an sich insofern nicht befriedigend sind, als die chemische Natur gerade der wichtigsten organischen Substanzen, welche der Dotter enthält, der Eiweisskörper und Fette desselben, durchaus noch nicht mit genügender Schärfe erforscht ist, ein Mangel, dessen Schuld nur theilweise das Untersuchungsobject, hauptsächlich die Unzulänglichkeit der heutigen chemischen Kenntnisse über diese Stoffe überhaupt trägt.

Im Allgemeinen ist so viel festgestellt, dass der Dotter in allen Eiern eine Mischung und beziehentlich Lösung folgender Bestandtheile ist: Eiweissstoffe, Fette, Zucker, Farbstoffe und gewisser anorganischer Verbindungen. Die chemische Natur der übrigen morphologischen Bestandtheile des Eies, der Dottermembran mit ihren Auflagerungen, des Keimbläschens und Keimflecks, kommt nicht in Betracht, da eben nur der Dotter die eigentliche Eisubstanz, das zum Aufbau des Embryos verwendete plastische Material darstellt.

Was zunächst die Eiweisskörper betrifft, so beschrieb man früher allgemein als wesentlichen Bestandtheil des gelben Dotters unter dem Namen Vitellin[1] ein vermeintlich eigenthümliches Albuminat, welches sich anderwärts in der thierischen Oekonomie nicht vorfinden sollte. Da wir heutzutage leider noch immer darauf reducirt sind, die verschiedenen Substanzen der Eiweissgruppe nach gewissen Reactionen zu unterscheiden, begnügte man sich auch bei dem Vitellin damit, dasselbe durch einige solche Reactionen zu charakterisiren; von einer Reindarstellung und gründlichen zuverlässigen Analyse konnte keine Rede sein, die Beschreibung bezog sich auf eine nach einer bestimmten Methode (Schütteln des Dotters mit Aether und Wasser) dargestellte Substanz. Lehmann hat indessen durch sorgfältige Untersuchungen erwiesen, dass nicht der geringste Grund vorliegt, die so erhaltene Substanz als eigenthümlichen Eiweisskörper zu betrachten, dass dieselbe vielmehr höchst wahrscheinlich nichts Anderes ist, als ein Gemenge von Casein und Albumin, von denen das letztere durch Aussüssen der Masse bis auf geringe Mengen eines (wie im Blutserum) durch Wasser präcipitirten salzarmen Albumins entfernt werden kann. Alle Reactionen des Rückstandes stimmen so vollständig mit denen des Caseins, wie dasselbe aus der Milch nach Rochleder's Methode dargestellt wird, überein, dass an ihrer Identität nicht zu zweifeln ist.[2] Es ist somit im Eigelb derselbe Eiweisskörper in vorwiegender Menge enthalten, welchen wir in der Milch finden; überhaupt stimmt letztere mit dem Nahrungsdotter, wie in ihrer physiologischen Bestimmung, so auch in ihrer chemischen Zusammensetzung auf das Nächste überein. Nach einer ziemlich wahrscheinlichen Vermuthung ist aber das sogenannte Casein selbst wieder

kein einfacher Körper, sondern ein Gemenge aus wenigstens zwei Stoffen, welche indessen nicht näher bestimmt sind; wir führen dies nur an, um den traurigen Zustand unserer Kenntnisse über die Natur der Eiweisskörper überhaupt und so auch des Dotters anzudeuten. Das Casein findet sich nach LEHMANN in Gestalt jener feinen amorphen Körnchen, welche im Vogeldotter, besonders in den peripherischen Zellen, angehäuft sind, während das Albumin sich mit wenig Alkali verbunden gelöst vorfindet, nach LEHMANN in der „Intercellularflüssigkeit", deren Existenz wohl wahrscheinlich, welche aber vom Inhalt der leicht zerreisslichen Dotterzelle nicht streng zu trennen ist. Sicher enthält auch der Zelleninhalt Albumin. Es fragt sich nun: gelten diese spärlichen Data, welche zunächst am GRAAF'schen Follikelinhalt des Vogels gewonnen sind, für die Eiweisskörper jedes wahren Eidotters, für den Eizelleninhalt des Säugethieres, wie jedes beliebigen Wirbel- oder wirbellosen Thieres? Gewiss nur theilweise. LEHMANN meint zwar, dass die Uebereinstimmung der Resultate, welche GOBLEY bei der Untersuchung des Hühnereies und der Karpfeneier erhalten, zu einer Uebertragung dieser Resultate auf die Eier aller Thiere berechtige; allein dies ist doch wohl zu weit gegangen. Es ist daran zu erinnern, dass bei den Fischen gerade die Hauptmasse des Dotters, wie bei den Vögeln der fälschlich sogenannte Dotter, nicht direct zum Embryobau, sondern zur mittelbaren Ernährung des Embryos verwendet wird, eine Uebereinstimmung dieser beiden Nahrungsdotter beweist daher immer noch keine Identität aller Bildungsdotter, ferner aber giebt es directe Beobachtungsresultate, welche jene unbedingte Verallgemeinerung unzulässig machen. Was den Inhalt des Säugethiereies betrifft, so stimmen die mikrochemischen Reactionen der feinen darin suspendirten Molecüle allerdings mit denen des Caseins überein, während die Erstarrung der Dotterflüssigkeit auf Zusatz von Alkohol u. s. w. die Gegenwart gelösten Albumins beweist. Letzteres ist sicher in beträchtlichen Mengen in jeder Eisubstanz enthalten; ob alle Casein enthalten, ist sehr fraglich. In früherer Zeit nahm man irriger Weise allgemein an, dass die Formelemente des Eizelleninhaltes Fett seien, aus feinen „Fettkörnchen", grösseren Fetttröpfchen, hier und da auch aus Fettkrystallen beständen. Dies ist entschieden unrichtig. Wir finden zwar in allen Eiern bald in grösserer, bald in geringerer Menge freies Fett in Form von Tröpfchen, es scheinen sogar jene aus Casein bestehenden feinen Körnchen etwas Fett einzuschliessen, da nach ihrer Auflösung, ähnlich wie bei den feinen Molecülen des peripherischen Chylus, Fetttröpfchen zum Vorschein kommen, allein es bestehen doch eben diese Körnchen, welche den Dotter der meisten Thiere zu einer mehr weniger dichten, trüben Emulsion machen, sicher zum grössten Theil aus Casein, oder wenigstens einer eiweissartigen Substanz. Dasselbe gilt, wie besonders durch VIRCHOW[3] dargethan, von den sogenannten Fettkrystallen, den „Dotter- oder Stearinplättchen" der nackten Amphibien und mancher Fische. Es ist schwerer zu sagen, warum man diese rhombischen glänzenden Plättchen für Fett, oder specieller für Stearin erklärt hat, als zu beweisen, dass sie damit nicht die mindeste

Verwandtschaft haben; sie lösen sich nicht (wie C. Vogt behauptet hatte) in kochendem Alkohol und Aether, wodurch allein ihre Fettnatur widerlegt ist. Salpetersäure färbt sie, besonders beim Erwärmen, gelb, Salzsäure violett, das Millon'sche Reagens intensiv roth. Ihre merkwürdigste von Virchow entdeckte Eigenschaft ist folgende: in Aether, verdünnter Essigsäure, verdünnten Alkalien und Mineralsäuren, Chloroform, Glycerin u. s. w. quellen sie rasch bis zum doppelten, selbst dreifachen Volumen auf, indem sie sich besonders in einem Durchmesser vergrössern, dabei werden sie blass und matt, behalten aber auf ihrer Oberfläche eine zierliche Zeichnung von parallelen Querstreifen oder kurzen wellenförmig durcheinander geschobenen Linien, oder sternförmigen Figuren. Wirken jene Agentien länger ein, so zerfallen die Plättchen, indem sie sich zuerst in den zum Vorschein gekommenen Linien spalten. Setzt man zu den durch Essigsäure aufgequollenen Plättchen Kochsalzlösung oder Kaliumeisencyanür, so schrumpfen sie wieder zusammen, erhalten ihre alte Form, Glanz und dunkeln Contouren wieder. Es erinnert dieses wunderbare Verhalten auffällig an das Aufquellen der mit Alkohol behandelten Blutkrystalle durch Essigsäure und ihre Contraction bei Neutralisation der Säure (Reichert). Es genügen diese Reactionen nicht, die Substanz der Dotterplättchen exact chemisch zu definiren; allein sie machen es äusserst wahrscheinlich, dass wir es mit einem Eiweisskörper, oder wenigstens einer damit sehr nahe verwandten Substanz zu thun haben. Virchow meint, dass sie vielleicht Fett beigemengt enthalten, obwohl er sich von Remak's Behauptung, dass Zusatz von Essigsäure Fett aus ihnen in Tropfen hervorquellen mache, nicht überzeugen konnte. Es passt diese Vorstellung einer solchen Vermengung allerdings nicht recht zu der krystallinischen Natur, indessen sprechen dafür allerdings manche Thatsachen; Virchow erklärt die beschriebene Erscheinung des Aufquellens aus einer Lösung eines Theiles der Mischung, während der andere seines inneren Zusammenhanges beraubt, aufquelle und zerklüftet werde.

Unsere Kenntnisse von der chemischen Natur der Fette, welche der Dotter augenscheinlich in nicht unbeträchtlichen Mengen enthält, sind nicht viel exacter, als die von den Eiweisssubstanzen. Gobley, welcher am sorgfältigsten die Natur der Dotterfette untersucht hat, wies nach, dass der Hühnerdotter im Ganzen etwa 30% Fett, darunter etwa 21% Elain und Margarin, welche überhaupt im Thierkörper die Hauptmenge der Fette bilden, enthält. In dem Rest soll nach Gobley Cholesterin und eine eigenthümliche, von ihm Lecithin genannte, indifferente Materie, welche bei ihrer Zersetzung freie Elainsäure, Margarinsäure und Glycerinphosphorsäure liefern soll, enthalten sein. Was indessen das Cholesterin betrifft, so ist dessen Gegenwart durchaus nicht strict erwiesen; die aus den Dotterfetten erhaltenen Krystallblättchen unterscheiden sich nach Lehmann durch ihre Form und namentlich durch die Grösse ihrer Winkel wesentlich vom Cholesterin. Was das sogenannte Lecithin betrifft, so ist dies durchaus nicht eine rein dargestellte, bestimmt charakterisirte und als präformirt erwiesene Substanz, sondern

ein Gemenge, welches sich aus der ätherischen Lösung zuerst als klebrige Masse niederschlägt. Sicher ist in diesem ersten Niederschlag die phosphorhaltige Materie enthalten, welche bei der Zersetzung die Glycerinphosphorsäure liefert; ob diese phosphorhaltige Substanz aber als jenes von GOBLEY dargestellte Cerebrin (Cerebrinsäure, Oelphosphorsäure, FREMY) im Dotter präformirt enthalten ist, muss vorläufig dahin gestellt bleiben. Wiederum dürfen diese Data über die Natur der Dotterfette nicht ohne Weiteres auf alle Eier übertragen werden. Es fragt sich, ob irgend ein wahrer „Bildungsdotter" solche Ueberschüsse an Fett aufzuweisen hat, wie der Vogeldotter, und ob darin dieselben Substanzen in denselben Verhältnissen enthalten sind. Was die Entstehung der Fette im Vogeldotter betrifft, so scheinen dieselben allmälig reifende Producte des Zellenlebens zu sein. Wir haben schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Fette besonders in den innersten Zellenschichten angehäuft und ausgeschieden erscheinen; während die äusseren Lagen reicher an Eiweissbestandtheilen sind. Dass dieses Fett nicht von aussen her in die Zellen abgelagert, sondern in den Zellen selbst durch chemische Metamorphose ihres Inhaltes gebildet wird, geht aus diesem Umstande mit Bestimmtheit hervor; dass es die Eiweisskörper dieses Zelleninhaltes sind, welche eine Fettmetamorphose („fettige Degeneration") erleiden, scheint mir jetzt, wo eine solche Umwandlung der Albuminate unter pathologischen und physiologischen Verhältnissen wohl sicher festgestellt ist, nicht zu bezweifeln.[4]

Ausserdem enthält der Vogeldotter constant geringe Mengen Zucker, zwei in Alkohol lösliche Farbstoffe, einen rothen eisenhaltigen und einen gelben eisenfreien, und etwa 1,5% Mineralbestandtheile. Letztere stimmen in Betreff der Mengenverhältnisse ihrer einzelnen Constituenten auffallend mit denen der Blutzelle überein; wie in letzterer überwiegen auch im Dotter die Kaliumverbindungen beträchtlich über die Natriumverbindungen, die Phosphate über die Chlorverbindungen, in sehr geringen Mengen enthält die Dotterasche auch Eisenoxyd.

Das ist Alles, was wir über die chemische Constitution des Eies wissen; der Umstand, dass dieses Wenige sogar ausschliesslich durch Analysen sogenannter Nahrungsdotter gewonnen ist, erlaubt uns strenggenommen nicht einmal, daraus eine ohngefähre chemische Charakteristik der Eizellensubstanz abzuleiten. Im Allgemeinen stimmt das Eiplasma in seiner Zusammensetzung mit anderen plastischen Flüssigkeiten, ganz besonders mit dem Prototyp einer Ernährungsmischung, der Milch, überein. Es besitzt denselben Eiweisskörper, wie letztere, und die übrigen unentbehrlichen Constituenten eines Plasma: Fette, Kohlenhydrate und Salze. Dies ist ein Resultat, welches mit Bestimmtheit vorherzusagen war; es ist klar, dass dieselben Stoffe, welche zur Ernährung eines fertigen Organismus dienen, auch das Material zu seiner ersten Anlage bilden müssen. So wichtig die Bestätigung dieser Voraussetzung, so ist damit doch nur der kleinste Theil der im Anfang skizzirten Aufgabe, welche die Physiologie der Zeugung der Zoochemie stellt, gelöst. Die in der Mischung des Eies gelegenen Momente, welche seine physiolo-

gischen Schicksale ebenso gesetzmässig bedingen, wie anderwärts z. B. eine bestimmte Constitution des Muskelplasma die Entstehung von Muskelfasern bedingt, sind vollständig dunkel.

[1] Vergl. LEHMANN, *Lehrb. d. phys. Chemie*, Bd. I. pag. 352. — [2] Die wichtigsten Reactionen, welche die Identität des vermeintlichen Vitellins mit Casein beweisen, sind folgende: Das Vitellin löst sich leicht in Lösungen von Salmiak, Kochsalz, kohlensaurem Natron, Glaubersalz, wird aus der Lösung durch Essigsäure gefällt, durch Kochen nicht, vollständig aber durch Kälberlab coagulirt. LEHMANN fand in 100 Theilen Hühnerdotter 13,9% Casein, 2,8% in reinem Wasser gelöstes und 0,9% mit dem Casein präcipitirtes Albumin; damit stimmt überein, dass PROUT 17%, GOBLEY 15,7% Vitellin gefunden haben. — [3] VIRCHOW, *über die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. IV. pag. 236. — [4] Wir können hier nicht die mannigfachen Thatsachen aufzählen, welche beweisen, dass die Fettbildung aus Eiweiss im thierischen Organismus ein wahrscheinlich sehr regelmässiger, häufiger Vorgang ist. Wir erwähnen nur beiläufig, dass durch eine neuere treffliche Arbeit von HOPPE (*über den Einfluss des Rohrzuckers auf die Verdauung und Ernährung. Arch. f. path. Anat.* Bd. X. pag. 140) überzeugend dargethan ist, dass bei der normalen Ernährung der in's Blut resorbirte Zucker nicht selbst, wie man bisher annahm, zu Fett sich umwandelt, sondern mittelbar eine Fettmetamorphose der Albuminate bedingt, indem er von letzteren den Sauerstoff abhält. Es ist eine alte Erfahrung, dass Zucker (oder Stärke), zugleich mit Albuminaten genossen, mästet, fett macht; diese Erfahrung tritt durch HOPPE's Untersuchungen in ein ganz neues Licht. Durch dieselben wird auch die bisher meist bezweifelte Fettbildung aus Eiweisskörpern, welche man in die Bauchhöhle von Thieren einbringt (R. WAGNER), wahrscheinlicher. Man hat sich gegen diese Deutung der WAGNER'schen Erfahrungen gestemmt, obwohl zahllose pathologische Thatsachen eine Fettbildung aus Eiweiss schon längst fast zur Evidenz lehrten. HOPPE glaubt sogar, dass die normale Bildung des Fettgewebes nicht auf einer Einwanderung von Fett von aussen her in präformirte Zellen, sondern auf einer Fettmetamorphose des ursprünglichen eiweissreichen Inhaltes derselben beruhe.

WEIBLICHE ZEUGUNGSEINRICHTUNGEN.

§. 284.

Die einfache Bereitung des als Ei bezeichneten Keimstoffes ist bei der Mehrzahl der Thiere nicht das einzige Geschäft, welches bei der Theilung der Zeugungsarbeiten auf je zwei Individuen den weiblichen zugefallen ist. Nur unter den einfachsten Verhältnissen bei niederen Thieren, deren Geschlechtsstoffe ohne besondere Thätigkeit der sie producirenden Individuen in der Aussenwelt zusammenkommen und ohne Zuthun der Eltern ihre physiologische Rolle bis zu Ende spielen, ist die weibliche Aufgabe auf die Eisecretion reducirt und dem entsprechend die Gegenwart der weiblichen Keimdrüsen die einzige Geschlechtseigenthümlichkeit, die einzige Zeugungseinrichtung. Nicht so bei höheren Thieren. Es kann auch hier nicht unsere Aufgabe sein, die ganze Thierreihe Revue passiren zu lassen, bei jeder Klasse und Gattung Art und Umfang der Zeugungsgeschäfte und die ihnen angepassten Organisationsverhältnisse aufzusuchen. Im Allgemeinen beziehen sich die weiblichen Geschäfte hauptsächlich auf die Ernährung und Pflege der producirten Eier und der daraus hervorgegangenen Jungen. In ganz besonders hohem Grade ist diese Aufgabe den weiblichen Individuen der Menschen

und der Säugethiere, die uns specieller interessiren, zu Theil geworden. Wäre bei diesen die Fortpflanzungsfähigkeit auf die verhältnissmässig spärliche Production der kleinen Eier reducirt, so käme die dadurch verursachte Ausgabe und Beschäftigung des individuellen Haushaltes kaum in Betracht, wäre z. B. verschwindend klein der eines Huhnes oder gar einer Bienenkönigin[2] gegenüber. Dafür sehen wir aber bei Menschen und Säugethieren zu der kleinen wesentlichen Arbeit der Eibereitung sich so umfangreiche kostspielige Nebenarbeiten addiren, dass in Summa die Belastung der weiblichen Individuen eine sehr erhebliche wird. Wie schon andeutungsweise erwähnt wurde, bestehen diese Zugaben, in der Materiallieferung für das kleine Ei bis zur vollendeten Entwicklung des Embryo innerhalb des Mutterkörpers, und in der Ernährung des vollendeten Individuums eine geraume Zeit lang nach der Geburt; wir durften daher bei der Schätzung der Productivitätsgrösse des Menschen und der Säugethiere nicht das Gewicht der jährlich gelieferten Eier zu Grunde legen, sondern das Gewicht der aus denselben entwickelten Jungen, und müssen hierzu eigentlich noch die ganze Summe der zur Forternährung derselben nach der Geburt gelieferten Milch hinzu addiren, wenn wir den wahren vergleichsfähigen Werth erhalten wollen. Der Umfang der Zeugungsausgaben für je ein Junges ist demnach bei den Säugethieren noch grösser als bei den Vögeln, indem bei letzteren der mütterliche Organismus nur bis zur Vollendung der embryonalen Entwicklung das Material liefert, bei ersteren noch nach der Geburt die Ernährungszufuhr zu schaffen hat. Grundverschieden ist die Art und Weise, in welcher ein Säugethier- und ein Vogelorganismus jenes Entwicklungsmaterial verausgabt. Bei dem Vogel ist es die Keimdrüse, welche mit dem Ei zugleich seinen Proviant als gelben Dotter secernirt, und theilweise der Eileiter, welcher in Form des sogenannten Albumins dem Ei noch ein Vorrathsmaterial mit auf den Weg giebt. Bei den Säugethieren dagegen bildet die Keimdrüse selbst nur einen verschwindend kleinen Theil des Baumaterials, nur ein Fundament, welches durch seine specifische Constitution als Eizelle den ersten Anstoss zu jenen Gestaltungen giebt, welche zum bei Weitem grössten Theil mit nachgelieferten Materialien ausgeführt werden. Es ist auch nicht der eigentliche Eileiter, welcher mit diesen Nachlieferungen beauftragt ist, sondern ein besonderes Organ, der Uterus, welcher zwar morphologisch nichts Anderes, als ein Theil des Oviductes ist, aber eben ein besonders entwickelter und besonders eingerichteter Theil. Die Umwandlung eines Theiles der Eileiter zum Uterus ist demnach eine wichtige Geschlechtseigenthümlichkeit des Menschen und der Säugethiere; seine Organisation finden wir vollkommen entsprechend seiner Aufgabe, das mächtig wachsende Eichen sicher zu beherbergen, durch ein halb aus Uterintheilen, halb aus Eitheilen sich bildendes (oder auch präformirtes) Vermittlungsorgan, die sogenannte Placenta, mit der ganzen Materialmasse, die es zur Vollendung des Embryos braucht, zu versorgen, um endlich das Ei am Ziele seiner Entwicklung aus sich heraus an die Aussenwelt zu befördern. Der Uterus zeichnet sich aus durch eine beträchtlich dicke Muskelhaut

aus contractilen Faserzellen, welche in verschiedenen Richtungen zu Schichten geordnet, am äusseren Ausgang, dem Muttermund, einen ringförmigen Sphincter bilden; er zeichnet sich ferner aus durch eine eigenthümliche Schleimhaut, eigenthümlich durch den Besitz der von E. H. WEBER[3] entdeckten schlauchförmigen Drüsen, der Uterindrüsen, welche dicht nebeneinander die Schleimhaut senkrecht durchsetzen, auf der inneren Oberfläche frei münden, auf der äusseren blind endigen, von einem dichten Blutgefässnetz umsponnen, und, wie alle Drüsen, von einem Epithel ausgekleidet sind. Wir zählen diese Eigenthümlichkeiten hier einfach auf, ihre Function, durch welche sie den oben bezeichneten Zwecken genügen, wird später erörtert werden.

Die genannte Verpflichtung des mütterlichen Säugethieres, das geborene Junge in den ersten Perioden des selbstständigen Lebens fortzuernähren, bedingt eine weitere Geschlechtseigenthümlichkeit: die Gegenwart besonderer Drüsen, der sogenannten Milchdrüsen, welche jene Nahrungsmischung, die Milch, secerniren, deren Ausführungsgänge durch ihre Endigung in der Brustwarze für die Aufnahme ihres Secretes in den Darmkanal des Neugeborenen passend eingerichtet sind. Der Bau dieser Drüsen, die physikalische und chemische Beschaffenheit ihres Secretes, der Milch, ist bereits oben pag. 332 ausführlich abgehandelt.

Eine dritte Geschlechtseigenthümlichkeit stellen die weiblichen Begattungsorgane, Vulva und Vagina, dar. Durch die Entwicklung des Eies im Uterus war die Einfuhr des befruchtenden männlichen Keimstoffes in den weiblichen Geschlechtsapparat nothwendig gemacht; wir werden später sehen, dass der Saame in der Regel dem Ei bis zu seiner Bildungsstätte, dem Ovarium, entgegengeführt wird, so dass die Begegnung beider, die Befruchtung, entweder auf dem Ovarium, oder im Anfang der Eileiter unmittelbar nach dem Austritt des Eichens aus seinem Follikel stattfindet. Die active Rolle bei dieser Einfuhr des Saamens ist den männlichen Individuen zuertheilt, und dieselben mit zweckentsprechenden Apparaten versehen worden. Dieselben Theile, welche sich im männlichen Organismus zu activen Begattungsorganen entwickeln, gestalten sich durch Entwicklungsmodificationen im weiblichen zu einem Theil der passiven Begattungsorgane. Die Scheide, welche das unterste verschmolzene Ende der beiderseitigen Eileiter darstellt, ist passend geformt und eingerichtet zur Aufnahme des männlichen Penis, sie zeichnet sich durch reihenweise hintereinander gestellte Querfalten aus, welche einestheils zur Vermehrung der sensibeln Reizung des eingeführten und an ihnen geriebenen Penis dienen, anderntheils eine beträchtlichere Ausdehnung der Scheide bei dem Durchtritt des reifen Embryo nach aussen möglich machen; sie besitzt Drüsen, deren schleimiges Secret ihre Wände schlüpfrig macht, um die Einführung des Penis zu erleichtern. Am Eingang der Scheide befindet sich die sogenannte Clitoris mit ihren cavernösen Körpern, das Analogon des männlichen Penis, ein eigenthümliches erectiles Organ, dessen Bau bei der Betrachtung des Penis zur Sprache kommen wird, dessen Bestimmung es ist,

bei der Begattung durch seine erregten sensibeln Nerven auf reflectorischem Wege gewisse zweckmässige Bewegungen hervorzurufen.

In gleicher Weise sind alle übrigen Geschlechtseigenthümlichkeiten der weiblichen Säugethiere von vornherein als durch die Geschlechtsfunction bedingt zu betrachten. Es gehört hierher die aus der Anatomie bekannte abweichende Gestaltung des weiblichen Beckens, dessen einzelne Differenzen sich aus seiner Bestimmung, dem schwangeren Uterus eine geeignete Unterlage zu bieten, einen festen, passend geformten Kanal für den Durchgang der reifen Frucht zu bilden, ohne Schwierigkeiten erklären lassen. Schwieriger und theilweise unmöglich ist es, die mannigfachen, wenn auch unbedeutenden Verschiedenheiten der Processe des Stoffwechsels, ihrer Grundlagen, Erscheinungen und Producte, welche den weiblichen Organismus vom männlichen unterscheiden, in einen bestimmten directen Zusammenhang mit den Zeugungsfunctionen zu bringen. Es sind diese Eigenthümlichkeiten theils schon in früheren Kapiteln besprochen, theils kommen dieselben im folgenden Paragraphen zur Sprache. Wir erinnern an die Abweichungen der Zusammensetzung des Blutes, an die Modificationen mancher Se- und Excretionen, an die Verschiedenheiten in der Verwendung des Ernährungsmaterials, insofern bei den Frauen die Ernährung der Bewegungsorgane zurücktritt, dagegen eine bei Weitem reichlichere Ablagerung von Fettgewebe als bei den Männern sich zeigt u. s. w. Wir kommen hierbei selbst mit teleologischen Anschauungen nicht weit, der physiologische Zusammenhang dieser Eigenthümlichkeiten mit der Geschlechtsthätigkeit ist vorläufig noch gänzlich dunkel.

[1] Abermals verweisen wir auf LEUCKART's übersichtliche Darstellung und teleologische Erläuterung der Geschlechtseigenthümlichkeiten a. a. O. pag. 746. — [2] Nachträglich fügen wir zu den obigen Zahlenangaben über die Productivitätsverhältnisse hinzu, dass nach LEUCKART's neuesten Beobachtungen (Privatmittheilung) die ungleich grösste Productivität unter allen Thieren die Bienenkönigin besitzt. Die Menge des von einer solchen jährlich producirten Bildungsmaterials, auf 100 Theile Körpergewicht reducirt, beträgt 11,000 Theile, ist also 22 mal so gross als die des Leghuhns, welche sich nach LEUCKART's früheren Ermittelungen als die grösste herausgestellt hatte. LEUCKART bezeichnet die Bienenkönigin sehr treffend als „eine Art Eimaschine, deren Thätigkeit fast ganz in der Production von Eiern aufgeht". — [3] Die Entdeckung der Uterindrüsen rührt, wie wir einigen abweichenden Behauptungen gegenüber urgiren müssen, ganz ohnstreitig von E. H. WEBER her. Sie wurden von ihm und ED. WEBER zuerst 1829 in der *tunica decidua* eines 7 Tage vor dem Tode geschwängerten Mädchens gesehen, ursprünglich aber für Zotten gehalten, und erst später von E. H. WEBER als Drüsenschläuche erkannt. Vergl. ED. WEBER, *Disquis. anat. uteri et ovariorum puellae septimo a conceptione die defunctae, Diss. inaug., Halis* 1830; E. H. WEBER, *Zusätze zur Lehre vom Baue und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane*, Leipzig 1846 (*Abdruck aus den Abhandlungen der* JABLONOWSKI*'schen Gesellschaft*) *Taf.* VIII. Später wurden diese Drüsen auch von SHARPEY, GOODSIR und BISCHOFF beschrieben.

VOM WEIBLICHEN GESCHLECHTSLEBEN.

§. 285.

Allgemeines. Nachdem wir die Merkmale des weiblichen Geschlechtes, die Organisationsverhältnisse des weiblichen Körpers kennen gelernt haben, wenden wir uns zur Betrachtung des weiblichen Geschlechtslebens, d. h. aller derjenigen Vorgänge im Organismus, welche sich auf den Besitz des weiblichen Zeugungsfactors, des Eies, als ursächliches Moment zurückführen lassen, mit anderen Worten, der als Aeusserungen der weiblichen Geschlechtsthätigkeit erweisbaren Erscheinungen des individuellen Lebens, oder auch kurz bezeichnet, der Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane. Wir müssen jedoch vorausschicken, dass wir nur einen Theil dieser Aufgabe hier lösen können, indem wir nur die Vorgänge des „selbstständigen“ weiblichen Geschlechtslebens, nicht diejenigen, welche nach der befruchtenden Begegnung von Saamen und Ei mit der Entwicklung des letzteren in ursächlichem Zusammenhange stehen, erörtern. Die Erläuterung der letzteren, die Physiologie der Schwangerschaft, ist aus begreiflichen Gründen von der Darstellung der Eientwicklung unzertrennlich. Bei allen Thieren, bei welchen die Entwicklung des befruchteten Eies ausserhalb des mütterlichen Organismus vor sich geht, fällt natürlich dieser besondere Theil des Geschlechtslebens gänzlich hinweg, reducirt sich dasselbe auf die im Folgenden zu betrachtenden, vom männlichen Geschlechtsleben unabhängigen Vorgänge. Auch hier engen wir die specielle Betrachtung auf Mensch und Säugethiere ein, und werfen auf die übrige Thierreihe nur vergleichende Blicke zur Bestätigung gewisser Grundgesetze, zur Beweisführung für gewisse Theorien.

Das Geschlechtsleben des menschlichen Weibes hat engere Gränzen, als das individuelle Leben, es beginnt erst längere Zeit nach der Geburt in einem ziemlich bestimmten Lebensjahre, und endet ebenfalls in einem bestimmten Lebensjahre lange vor dem Zeitpunkte, in welchem das individuelle Leben bei normalem Ablauf zum Stillstand kommt. Obwohl die Keimdrüsen bereits in frühen Embryonalperioden angelegt, zur Zeit der Geburt nicht allein zahlreiche, wenn auch kleine, doch in allen Theilen entwickelte Follikel, sondern in denselben sogar theilweise bereits Eier vorhanden sind, welche sich durch die Gegenwart der zuletzt gebildeten Zona als morphologisch vollendete erweisen (Carus, Bischoff),[1] so bleibt doch noch eine geraume Zeit hindurch, bis zum 14.—17. Lebensjahre etwa, jede Erscheinung des Geschlechtslebens aus, die Erfüllung der physiologischen Bestimmung der Keime unmöglich. Es verharren die Eier selbst in dieser Zeit im unreifen Zustande, eingeschlossen in ihre Follikel, also gegen die Befruchtung vollkommen abgesperrt, alle übrigen oben genannten Geschlechtsorgane verharren in gleicher Weise in den Zuständen embryonaler Unvollkommenheit, in welchen sie zur Zeit der Geburt sich befinden, in welchen sie functionsunfähig sind; es

fehlt dem ganzen Körper das geschlechtliche Gepräge. Erst in dem genannten Lebensalter tritt die Geschlechtsreife, Pubertät ein. Rasch erhalten alle Theile des Geschlechtsapparates, alle Geschlechtseigenthümlichkeiten ihre volle Ausbildung, so dass erstere zur Ausführung ihrer Leistungen fähig werden, und dieselben, so weit sie dem selbstständigen Geschlechtsleben angehören, wirklich ausführen. In den Keimdrüsen selbst beginnt von jetzt an die eigentliche Secretionsthätigkeit, durch welche die Eichen vollständig gereift, die reifen in bestimmten regelmässigen Intervallen unter gewissen eigenthümlichen Erscheinungen aus den berstenden Follikeln befreit und in die Eileiter aufgenommen, an die Stelle der ausgeschiedenen neue im Stroma der Ovarien angelegt und herangebildet werden. Diese selbstständig gelösten Eichen sind es, wie wir sehen werden, welche das Endziel aller Zeugungsthätigkeiten erreichen, sich in Folge der Vermengung mit dem Saamen, den eine Begattung ihnen innerhalb der Leitungsapparate entgegenführt, zu neuen Individuen entwickeln. Diese periodische Thätigkeit der Keimdrüsen ist die wesentliche Erscheinung des weiblichen Geschlechtslebens, mit ihrer Unterbrechung, mit dem Einstellen der periodischen Reife und Lösung der Eichen schliesst das Geschlechtsleben nothwendiger Weise ab. Dieser Abschluss erfolgt in der Regel im 49. oder 50. Lebensjahre, von da an hört die Fähigkeit des Weibes, im Haushalt der Gattung zu fungiren, auf, das Leben reducirt sich auf die Processe von rein individueller Bedeutung. Freilich gehen mit dem Stillstand des Geschlechtslebens nicht alle Geschlechtseigenthümlichkeiten und Geschlechtsapparate zu Grunde, einige bestehen in unveränderter Weise fort, andere verkümmern nur theilweise; es bleibt die weibliche Körperform, das Becken behält seinen geschlechtlichen Habitus, Uterus, Scheide und äussere Genitalien werden forternährt, die Milchdrüsen bleiben, oder verkümmern nur durch allmälig sinkende Ernährungsintensität, wie die übrigen Organe des Körpers im höheren Alter, allein alle sind nach dem Cessiren der Eiproduction nutzlos, ausser Dienst gesetzt, wie die Räder der Uhr nach dem Ablauf der Feder, und vegetiren nur fort mit Hülfe der Pension, die sie aus dem individuellen Haushalt erhalten. Die Ursachen dieser Einengung des Geschlechtslebens lassen sich ebenso auf ökonomische Verhältnisse zurückführen, wie die Differenzen der Fruchtbarkeit. Wenn wir bedenken, dass die Zeugungsausgaben als ein Ueberschuss des individuellen Haushaltsmaterials zu betrachten sind, wenn wir ferner bedenken, dass erstens eben diese Ausgaben bei Menschen und Säugethieren, sobald die Eier zu ihrer vollendeten Entwicklung gelangen, sehr beträchtlich sind, zweitens aber die Bilanz des Haushaltes in Folge der mannigfachen kostspieligen Functionen des individuellen Lebens bei den höchsten Thieren ziemlich ungünstig ausfällt, so kann es uns nicht Wunder nehmen, dass eine Erübrigung dieser Ausgaben nur in demjenigen Zeitraum des Lebens möglich ist, in welchem die Einnahmen am grössten, die Ansprüche des Organismus die geringsten sind. Das Geschlechtsleben beginnt mit der Vollendung des Wachsthums und endigt mit dem Eintritt des hohen Alters. So lange der Organismus

wächst, ist sein Bedarf an Ernährungsmaterial so beträchtlich, dass alle Zufuhr, die nur bis zu gewissen Gränzen gesteigert werden kann, aufgeht, für die Bildung der Geschlechtsstoffe und den Ausbau der Geschlechtsorgane, die für die individuelle Existenz völlig entbehrlich sind, nichts übrig bleibt. Dieser Ueberschuss ergiebt sich von selbst, wenn, ohne dass eine entsprechende Verringerung der Zufuhr eintritt, durch die Vollendung des Wachsthums der individuelle Aufwand auf die Unterhaltung der bestehenden Organe und Gewebe, den Ersatz ihrer durch die Thätigkeit bedingten Verluste reducirt ist. Im späteren Alter, wenn der Organismus zu verfallen beginnt, und mit diesem Verfall wahrscheinlich ebensowohl eine Verminderung der Einnahme, als eine Erlahmung der bildenden Thätigkeit, d. h. eine Abnahme der Kräfte, welche das eingenommene Material zu Geweben und Säften umgestalten, eintritt, sind es begreiflicher Weise die Luxusausgaben der Zeugung welche zuerst eingestellt werden. Wenn wir bei dem Manne die Production des Geschlechtsstoffes weit länger als bei der Frau, selbst bis zum natürlichen Tode fortdauern sehen, so liegt darin kein Widerspruch gegen die eben besprochene Auffassung, da die Quantität der Zeugungsausgaben bei dem Manne bei Weitem geringer ist, so dass sie dem individuellen Aufwand gegenüber kaum in Betracht kommt. Uebrigens sinkt auch bei dem Manne die Saamensecretion in den späteren Jahren auf ein Minimum zurück.

Wir betrachten nun im Folgenden specieller die angedeuteten Erscheinungen des Geschlechtslebens von seinem Anfang bis zu seinem Ende.

[1] C. G. Carus, *Auffindung des ersten Ei- oder Dotterbläschens in sehr frühen Lebensperioden etc.*, Mueller's *Arch.* 1837, pag. 442; Bischoff, *Entw. der Säugethiere und des Menschen*, Leipzig 1842, pag. 367.

§. 286.

Eintritt der Geschlechtsreife. Wie schon angedeutet, geht dem Eintritt der vollendeten Geschlechtsreife, welcher sich durch die erste Reifung und Lösung eines Eichens aus seinem Follikel kund giebt, die schnelle Entwicklung der äusseren Geschlechtseigenthümlichkeiten voraus. Während im kindlichen Alter der allgemeine Habitus des Körpers bei Knaben und Mädchen fast völlig gleich, bei beiden das schnelle Wachsthum einen schlanken, mageren Gliederbau mit eckigen Formen hervorgebracht hat, wendet sich nach Beendigung des schnellen Wachsthums die bildende Thätigkeit speciell auf die Ausprägung des geschlechtlichen Habitus. Es entwickeln sich die weichen runden Formen des weiblichen Körpers; während beim Manne die hervorragende Ausbildung der activen und passiven Bewegungsorgane, Muskeln und Knochen, die markirten eckigen Umrisse der Glieder hervorbringt, verdankt der weibliche Körper die Weichheit und Rundung seiner Formen nicht allein der relativ geringeren Ausbildung der Bewegungswerkzeuge, sondern auch der reichlichen Polsterung des Unterhautgewebes mit Fett, welche in

besonderem Grade an einzelnen Körperregionen, Gesäss, Oberschenkel, Brust hervortritt. Die Umwandlung der ursprünglich flachen Brustwarzengegend zum gewölbten Busen beruht theilweise auch auf dieser Fettpolsterung, theilweise auf der Ausbildung der vorher nur angelegten Milchdrüsen. Die typischen relativen Grössenverhältnisse der einzelnen Körperabtheilungen, welche das entwickelte Weib dem Manne gegenüber charakterisiren, fangen jetzt an schärfer hervorzutreten. Wir erinnern an den bei der Frau beträchtlichen Umfang des Rumpfes den Extremitäten gegenüber, an das Ueberwiegen der Becken- und Unterleibsparthie des Rumpfes gegen den Thorax, an die grössere Breite in der Hüftengegend, das beträchtliche Vorspringen der Hüften, die eigenthümliche Gestaltung des Beckens überhaupt, an die abweichende Form des knöchernen Thorax, Verhältnisse, deren genauere Darlegung wir wohl der Anatomie überlassen dürfen. Endlich zeigt sich auch in den eigentlichen Geschlechtsorganen die erhöhte Bildungsthätigkeit, welche sie schnell aus ihrem unvollkommenen Entwicklungszustand zur vollendeten leistungsfähigen Beschaffenheit heranreift; äusserlich verräth sich dieser Vorgang in der Vergrösserung und Schwellung der Schaamlippen, in dem Hervorspriessen der Schaamhaare auf dem *mons Veneris*. Endlich, wenn alle diese vorbereitenden Umwandlungen beendet, der Geschlechtshabitus in allen seinen Einzelheiten hergestellt ist, zeigt sich als Signal der vollendeten Geschlechtsreife, des beginnenden Geschlechtslebens der erste Blutabgang aus den Genitalien, die erste Menstruation, diese selbst wiederum nur ein unwesentliches äusseres Zeichen der ersten Lösung eines reifen Eichens aus seinem Bildungsheerd. Von jetzt an ist das Weib zur Ausführung der Zeugungsarbeiten befähigt, und bleibt es, bis das Ausbleiben der Menstruation den Stillstand der Eiproduction in den Keimdrüsen und damit den geschlechtlichen Tod kund giebt.

Das Lebensalter, in welchem die erste Menstruation den Beginn des Geschlechtslebens anzeigt, schwankt innerhalb gewisser Gränzen; diese Schwankungen hängen theils von nicht näher bestimmbaren individuellen Verhältnissen ab, theils werden sie durch gewisse äussere Verhältnisse gesetzmässig bedingt.[1] Es hat sich herausgestellt, dass das Klima den wichtigsten Einfluss übt, in heissen Klimaten tritt die Menstruation am frühesten ein, am spätesten in kalten Zonen. So werden die ostindischen Mädchen und Araberinnen in der Regel schon im 12., theilweise aber auch schon im 10., selbst 8. Lebensjahre menstruirt, während bei uns im Mittel das 15. oder 16. Lebensjahr, in nördlichen Ländern erst das 18. bis 21. Lebensjahr im Mittel die Zeit der ersten Menstruation ist.[2] Diese Abhängigkeit der Geschlechtsreife von dem Klima lässt sich nicht einfach auf einen unmittelbaren Einfluss der verschieden hohen mittleren Temperatur zurückführen, sondern es bedingen die nicht näher zu definirenden klimatischen Einflüsse überhaupt bestimmte Eigenthümlichkeiten der Gesammtconstitution des Organismus, von welchen unter anderen auch die frühere oder spätere Geschlechtsreife abhängt. Dies geht unzweideutig aus der Thatsache hervor, dass sich die den südlichen Frauen zukommende zeitige Geschlechtsreife als Raceeigenthümlichkeit

auch in kälteren Klimaten erhält. So sehen wir überall, selbst im hohen Norden, bei den jüdischen Mädchen die Menses in sehr zeitigem Alter, meist schon im 13. Jahre eintreten; es zeigt sich in dieser Beziehung keine Acclimatisation, trotz der über viele Geschlechter zurückreichenden Dauer der Einbürgerung. Das ausserordentlich frühe Auftreten der Menstruation bei den Indianerinnen erklärt sich nach Robertson's Beobachtungen nur theilweise aus den klimatischen Verhältnissen, theilweise aus der Volkssitte, die Mädchen bereits im 9. Jahre, also lange vor der vollendeten geschlechtlichen Ausbildung, zu verheirathen; die vorzeitigen sexuellen Reizungen bedingen einen verfrühten Eintritt der Pubertät. Es erklärt sich daraus, dass die Indianerinnen zum Theil schon im 10. Lebensjahre Mütter werden,[3] während bei den Negerinnen, obwohl sie in nicht minder heissem Klima leben, die Menses durchschnittlich in etwas späterem Alter erscheinen. Weit grösser als die durch das Klima bedingten Abweichungen der mittleren Zeit des Pubertätseintrittes sind die individuellen Schwankungen.[4] So kommt es bei uns vor, dass die erste Menstruation schon im 9. Jahre, in anderen Fällen aber erst im 20. Jahre sich zeigt, sehr häufige Abweichungen von dem angegebenen Mittel liegen innerhalb des Zeitraums vom 13. bis 18. Lebensjahre. Wovon eine abnorm frühe oder späte Geschlechtsreife bedingt wird, ist in den seltensten Fällen speciell nachzuweisen; die beträchtlicheren Abweichungen vom Mittel sind in der Regel von mannigfachen krankhaften Erscheinungen begleitet, deren Beschreibung und Erklärung nicht vor unser Forum gehört. Es werden einige höchst merkwürdige Fälle erzählt, wo schon in den ersten Lebensjahren, ja schon wenige Tage nach der Geburt ein Blutabgang aus den Genitalien, der sich wohl auch periodisch wiederholt hat, eingetreten sein soll. Wenn auch vielleicht in einigen dieser Fälle die Blutung mit der normalen Menstruation nichts gemein gehabt haben mag, insofern sie nicht die Begleiterin einer Eilösung war, so ist doch in anderen Fällen kaum daran zu zweifeln, da sich in gleicher Zeit auch die übrigen äusseren Zeichen der Geschlechtsreife, Ausbildung der Brüste und äusseren Genitalien, Hervorwachsen von Schaamhaaren nach glaubwürdigen Beobachtern eingestellt haben. Es ist übrigens sehr wohl denkbar, dass ausnahmsweise die oben berührten Ernährungsverhältnisse, von welchen wir uns die Ausbildung der Geschlechtsapparate abhängig denken, sich so gestalten, dass von der Geburt an entweder genug erübrigt wird, um auch diese Ausgabe zu bestreiten, oder die Verwerthung des Ernährungsmaterials für die Zwecke der Zeugung zum Theil auf Kosten dieser oder jener Branche des individuellen Lebens stattfindet.

[1] Die ausführlichsten statistischen Angaben über die Zeit des ersten Menstruationseintrittes finden sich bei Robertson, *Edinb. med. and surg. Journ.* Oct. 1832, Juli 1842, Juli 1845, und bei Raciborski, *de la puberté et de l'âge critique chez la femme*. Paris 1846. — [2] Einige Belege für diese Verhältnisse giebt folgende Tabelle Raciborski's:

Ort	Geograph. Breite	Mittlere Temperatur	Durchschnittsalter bei der ersten Menstruation
Marseille . .	43° 18′	+ 14,1° C.	13,011
Lyon	46°	+ 11,6° ,,	14,492
Warschau .	52° 13′	+ 7,5° ,,	15,083
Manchester .	53° 29′	+ 8,7° ,,	15,191
Stockholm .	59°	+ 5,7° ,,	15,590
Lappland . .	65°	+ 4,0° ,,	18

[3] Nach ROBERTSON's Beobachtungen gebaren von 65 Indianerinnen zum ersten Mal:

im 10.	Lebensjahre	1
,, 11.	,,	4
,, 12.	,,	11
,, 13.	,,	11
,, 14.	,,	18
,, 15.	,,	12
,, 16.	,,	7
,, 17.	,,	1.

[4] ROBERTSON's Beobachtungen an 2169 Engländerinnen und 82 Indianerinnen geben folgende Zahlen für den ersten Eintritt der Menstruation:

im 8.	Lebensjahre —	Engländ.		1	Indian.
,, 9.	,,	14	,,	5	,,
,, 10.	,,	55	,,	9	,,
,, 11.	,,	77	,,	16	,,
,, 12.	,,	142	,,	27	,,
,, 13.	,,	263	,,	9	,,
,, 14.	,,	369	,,	8	,,
,, 15.	,,	417	,,	7	,,
,, 16.	,,	340	,,		
,, 17.	,,	215	,,		
,, 18.	,,	138	,,		
,, 19.	,,	65	,,		
,, 20.	,,	33	,,		
,, 21.	,,	9	,,		
,, 22.	,,	4	,,		
,, 23.	,,	1	,,		

§. 287.

Periodische Eilösung. Der wesentliche Act des weiblichen Geschlechtslebens durch die ganze Thierreihe hindurch besteht in der regelmässig in kürzeren oder längeren Intervallen wiederkehrenden spontanen Absonderung der in den Keimdrüsen bereiteten Eier. Die Bezeichnung spontan ist in dem Sinne zu verstehen, dass die Absonderung ohne irgend welche Beihülfe der männlichen Individuen (Begattung) erfolgt; unter Absonderung wollen wir die Lösung, Fortbewegung der Eier von ihrer primären Bereitungsstätte weg verstanden wissen, sei es nun, dass diese Fortbewegung in einem Fortrücken auf continuirlichem Wege, da, wo Eileiter und Keimdrüse ohne Abgränzung einen einfachen Schlauch darstellen, besteht, oder dass, wie bei Mensch und Säugethieren, die Lösung in einer Befreiung aus dem geschlossenen Bildungsfollikel durch Bersten desselben und einer Ueberführung des

Eichens in die nicht in anatomischem Zusammenhang mit dem Bildungsheerd stehenden Eileiter besteht; sei es, dass das Eichen direct an die Aussenwelt, oder nur in den als Uterus bezeichneten Abschnitt der Eileiter promovirt wird, sei es endlich, dass das Eichen auf seinem Wege irgendwo mit männlichem Saamen zusammentrifft, oder dass es unbefruchtet zu Grunde geht, oder, wenn dies wirklich möglich ist, unter Umständen auch unbefruchtet zum neuen Wesen sich entwickelt. Diese spontane Eilösung ist, wie sich jetzt mit Bestimmtheit für alle Klassen, auch für die Säugethiere und den Menschen behaupten lässt, *conditio sine qua non* für die Zweckerfüllung aller Zeugungsthätigkeit, indem nur durch sie die Möglichkeit zur Vereinigung von Saamen und Ei innerhalb oder ausserhalb des mütterlichen Organismus gegeben wird. Während für die Mehrzahl der Thiere der spontane Eintritt der Eilösung zur Zeit der sogenannten Brunst eine längst bekannte Thatsache war, ist erst 1844 von Bischoff der Beweis geführt worden, dass in gleicher Weise auch beim Menschen und den Säugethieren in regelmässigen Perioden eine spontane Eilösung erfolgt, und dass es aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier ausschliesslich diese spontan gelösten Eichen sind, welche durch eine Begattung befruchtet werden. Das Analogon der thierischen Brunst ist die Menstruation des menschlichen Weibes. Wie bei allen Thieren, so ist auch beim Menschen die Secretionsthätigkeit der weiblichen Keimdrüsen keine stetige, sondern eine periodische durch Pausen unterbrochene, indem nur in bestimmten Intervallen eine erhöhte Ernährungsthätigkeit in denselben eintritt, durch welche alle vorhandenen Follikelanlagen mit den Eiern schnell um eine gewisse Stufe der Reife näher, die am weitesten entwickelten Eier zur vollständigen Reife gebracht, und aus ihren Bildungsstätten gelöst werden. Während bei der Mehrzahl der Thiere diese Perioden der Keimdrüsenthätigkeit durch lange Intervalle der Ruhe getrennt sind, meist nur einmal im Jahre die Reifung und Lösung von Eiern erfolgt, wiederholt sich dieser Vorgang beim menschlichen Weib während der ganzen Dauer des Geschlechtslebens regelmässig in 28tägigen (ausnahmsweise etwas grösseren oder etwas kleineren) Zwischenräumen. Alle 28 Tage verlässt je ein, selten mehrere Eichen im vollkommen reifen Zustande seinen Follikel, und wird durch den Eileiter in den Uterus geführt, wo es, wenn es befruchtet wurde, sich entwickelt oder unbefruchtet zu Grunde geht. Jede solche Eilösung wird von einer Blutung der Uterinschleimhaut und dadurch bedingtem mehrtägigen Blutabgang aus den äusseren Genitalien begleitet. Diese äussere Nebenerscheinung, welche mit den Namen: Menstruation (im engeren Sinne), Menses, Katamenien, monatliche Reinigung, Periode, Regeln, Veränderung bezeichnet wird, ist es, welche wir zunächst etwas näher in's Auge fassen wollen, ehe wir uns zur Erläuterung des ihr zu Grunde liegenden wesentlichen Vorganges in den Ovarien, der Eilösung, wenden.

Jeder Menstruationsblutung pflegen mehr weniger deutliche Vorboten voranzugehen: Ziehen in den Schenkeln oder in der Kreuzgegend, subjectives Wärmegefühl in den Genitalien, Abspannung, geistige

Verstimmung; dabei turgesciren die äusseren Genitalien, secerniren einen zähen eigenthümlich riechenden Schleim, welcher allmälig dünnflüssiger wird, sich mehr und mehr durch beigemengtes Blut roth färbt, bis endlich reines Blut austritt. Selten tritt die Blutung ohne alle Vorzeichen plötzlich ein, weit häufiger steigern sich die Vorboten zu sehr lebhaften Neuralgien, und compliciren sich mit mannigfachen krankhaften Erscheinungen, Magenkrämpfen, Erbrechen, Koliken u. s. w.; mit dem Eintritt der wirklichen Blutung pflegen die Beschwerden aufzuhören. Die Blutung verschwindet in der Regel ebenso allmälig, wie sie eingetreten, indem das Blut spärlicher austritt, sich nach und nach mit schleimigem Secret vermengt, bis eine einfache Schleimabsonderung den ganzen Vorgang beschliesst. Die Dauer des Blutabganges ist bei verschiedenen Individuen verschieden, bei den meisten hält er etwa 4—5 Tage an, bei manchen nur 1—2 Tage, oder auch bis 8 Tage. Ebenso schwankt die Menge des während einer Menstruation entleerten Blutes in weiten Gränzen; genaue Bestimmungen seiner Quantität sind nicht füglich ausführbar und auch von keinem besonderen Interesse. Man schätzt die mittlere Menge zu 4—5 Unzen; bei manchen Frauen reducirt sich dieselbe zu einem sehr geringen Quantum, indem das Blut nur spärlich und nur kurze Zeit lang zwischen den Schaamlippen hervorsickert, bei anderen dagegen ist die Blutung profus, theils in Folge längerer Dauer der Periode, theils in Folge gesteigerter Intensität der Absonderung. Auch bei einer und derselben Frau wechselt die Grösse des Blutverlustes zu verschiedenen Zeiten oft in weiten Gränzen; die Umstände, von denen diese Schwankungen bedingt werden, sind sehr wenig genau erkannt. Die Quelle des Menstruationsblutes ist die Uterinschleimhaut; bei den nicht seltenen Fällen von *prolapsus uteri* hat man sich von dem tropfenweisen Hervorquellen des Blutes aus dem Muttermund überzeugt, bei völliger Umstülpung des Uterus hat man direct das Ausschwitzen des Blutes aus der zu Tage liegenden Schleimhautoberfläche beobachtet. Die nächste Ursache der Blutung ist eine beträchtliche Blutüberfüllung der Schleimhautcapillaren, durch welche jedenfalls eine Zerreissung ihrer Wände herbeigeführt wird. Es ist zwar das Bersten der Gefässe nicht direct beobachtet, allein die Gegenwart der Formelemente des Blutes im Menstrualblut lässt keine andere Annahme zu; unversehrte Gefässwände lassen niemals Blutkörperchen durchtreten. Da der Blutaustritt gleichmässig auf allen Punkten der Schleimhautoberfläche vor sich geht, müssen wir eine massenhafte Verwundung der Capillaren annehmen. Die Uterinschleimhaut selbst zeigt während der Menstruation erhebliche Veränderungen: sie erscheint beträchtlich verdickt, aufgelockert, dunkelroth gefärbt; ihre eigenthümlichen schlauchförmigen Drüsen, welche ausserhalb der Menstruationszeit so unentwickelt sind, dass man sie vom Grundgewebe kaum unterscheiden kann, treten auf das Schönste mit dunklen Contouren hervor, zeigen eine deutliche Epithelialauskleidung und einen trüben aus einer feinen Molecularemulsion bestehenden Inhalt. Es scheint demnach, als wenn diese Drüsen ausserhalb der Periode verkümmerten, während derselben vorübergehend sich

vollständiger entwickelten und eine Secretionsthätigkeit begönnen. Der Flimmerepithelüberzug der Schleimhaut scheint sich während jeder Blutung vollständig abzustossen und nach deren Beendigung durch einen neugebildeten ersetzt zu werden. Das ausgesonderte Blut zeigt einige abweichende Eigenschaften vom normalen Venenblut, welche hauptsächlich durch die Secrete der Schleimhaut, mit denen es auf seinem Wege nach aussen in Berührung kommt und sich vermengt, bedingt zu sein scheinen. Es ist consistenter, schleimiger und dunkler gefärbt, reagirt stärker alkalisch als gewöhnliches Venenblut; unter dem Mikroskop erscheinen neben den normalen (oder bei längerem Verweilen des Blutes an der Luft durch Verdunstung geschrumpften) farbigen Blutzellen zahlreiche farblose, von denen indessen zweifelhaft ist, ob sie dem Blute an sich, oder den beigemengten Secreten der Schleimhäute als „Schleimkörperchen" angehören; die Gegenwart dieser Beimengungen giebt sich regelmässig durch zahlreiche Epithelialzellen zu erkennen. Genaue chemische Untersuchungen des Menstrualblutes fehlen noch, es ist indessen von vornherein nicht wahrscheinlich, dass es sehr erhebliche Differenzen von anderem Venenblute zeige; die vorhandenen Abweichungen rühren wahrscheinlich zum grössten Theil von der Einwirkung der hinzutretenden alkalischen Schleimhautsecrete her. Es ist vielfach darüber hin und her discutirt worden, ob das Menstrualblut Faserstoff enthalte oder nicht. Sicher ist, dass in der Regel das aus den äusseren Genitalien hervorquellende Blut weder ein zusammenhängendes Coagulum bildet, noch überhaupt diejenige Substanz, die man geronnenen Faserstoff nennt, enthält.[1] Henle's Vermuthung, dass der Mangel einer sichtbaren Gesammtgerinnung nur davon herrühre, dass jedes einzelne Tröpfchen des Blutes unmittelbar nach seinem Austritt aus den Gefässen schon im Uterus gerinne, und sich so eine Unmasse kleiner Gerinnsel bilde, welche dem Blute seine flüssige Beschaffenheit nicht nehmen, bestätigt sich nicht, da auch unter dem Mikroskop keine Spur eines Gerinnsels zu entdecken ist. Die Frage dreht sich demnach nur darum, ob das Menstrualblut schon bei seinem Austritt aus den Uterincapillaren jenen spontan gerinnbaren Eiweisskörper entbehrt, oder ob derselbe, wenn er vorhanden ist, entweder im Uterus geronnen zurückbleibt, oder vor der Gerinnung durch die Zumischung des Schleimhautsecrets in der Weise chemisch verändert wird, dass er seine Gerinnbarkeit einbüsst. J. Vogel[2] fand in dem Menstrualblut einer mit *prolapsus uteri* behafteten Frau, welches er direct von der Uterinschleimhaut zur Untersuchung nahm, keine Spur eines Gerinnsels; E. H. Weber fand dagegen bei einem Mädchen, welches sich während der Menstruation entleibt hatte, die Uterinschleimhaut mit einer Kruste geronnenen Blutes überzogen. Die Widersprüche in diesen unzweifelhaft richtigen Beobachtungen lassen sich meines Erachtens durch folgende Erklärung lösen. Dass das Blut der Uteringefässe an sich keinen gerinnbaren Faserstoff enthalte, denselben durch chemische Umsetzung und Abgabe nach aussen etwa ebenso verliere, wie das Leber- oder Milzblut nach Lehmann's und meinen Untersuchungen, ist von vornherein im höchsten Grade unwahrscheinlich,

und wird direct widerlegt durch die Thatsache, dass nicht allein bei krankhaften nicht menstrualen Hämorrhagien des Uterus ein normal gerinnbares Blut ausgeschieden wird, sondern in einzelnen Ausnahmsfällen auch bei sehr profusen Menstruationen das austretende Blut ein Coagulum bildet (J. Vogel). Höchst wahrscheinlich ist die letzte der oben ausgesprochenen möglichen Erklärungen die richtige, der im austretenden Blute vorhandene gerinnbare Stoff wird durch das im Moment des Austritts mit ihm zusammentreffende alkalische Secret der Uterindrüsen chemisch verändert, so dass er die Fähigkeit, sich in die unlösliche Modification zu verwandeln, verliert. Dass Zusatz von ätzendem Alkali und Alkalisalzen die Gerinnung des Blutfibrins verzögert oder gänzlich aufzuheben vermag, ist eine längst bekannte Thatsache; dass auf derselben die Nichtgerinnbarkeit des Menstrualblutes beruht, dafür scheint mir noch der Umstand zu sprechen, dass z. B. bei Hämoptoë, wenn nur spärliche Blutmengen aus den Lungencapillaren austreten, das ausgeworfene Blut ebenfalls kein Coagulum bildet, wie ich mich in einem Falle bestimmt überzeugt habe; auch hier lässt sich kein plausiblerer Grund als die Einwirkung des alkalischen Bronchialschleimes auffinden. Mit dieser Erklärung sind auch die erwähnten Ausnahmen sehr wohl vereinbar. Dass das Blut bei nicht menstrualen Uterinhämorrhagien wie gewöhnliches Venenblut gerinnt, erklärt sich daraus, dass ausserhalb der Menstruationszeit die Uterindrüsen nicht secerniren; die ausnahmsweise bei profusen Menstruationen beobachtete Gerinnbarkeit dagegen erklärt sich aus der Unzulänglichkeit der geringen Menge des fraglichen Secretes. Die Anwesenheit einer geronnenen Blutkruste in Weber's Fall, welche Vogel's Beobachtungen gegenüber nicht als normales Verhalten gedeutet werden kann, mag wohl darauf beruht haben, dass nach dem Tode die geborstenen Capillaren noch Blut haben austreten lassen, während schon die Secretion der Drüsen gestockt hat, so dass die Faserstoffgerinnung unbeeinträchtigt geblieben ist. Ueber anderweitige Eigenthümlichkeiten der chemischen Zusammensetzung des Menstrualblutes geben die vorhandenen Analysen keine brauchbaren Aufschlüsse.[4]

Von ihrem ersten Eintritt an kehrt, wie erwähnt, die Menstruation, wenn keine krankhaften Störungen eintreten, in regelmässigen Intervallen wieder, und zwar vergeht bei der Mehrzahl der Frauen zwischen je zwei Menstruationseintritten ein Zeitraum von 28 Tagen, also gerade die Zeit eines synodischen Umganges des Mondes um die Erde, wie auch der Name Menses oder monatliche Reinigung besagt. Die Grösse des freien Intervalls zwischen dem Ende der vorhergehenden und dem Anfang der folgenden Blutung hängt natürlich von der Dauer derselben ab. Sehr zahlreich und mannigfach sind die Abweichungen von der statistisch als Regel festgestellten 28tägigen Periode, es kommen alle möglichen Grössen der Perioden zwischen acht Tagen und acht Wochen vor, die Mehrzahl der Schwankungen indessen bewegt sich zwischen 20 und 35 Tagen. Alle Grade der Abweichungen können vorhanden sein, ohne dass sich irgend welche krankhafte Zustände des Generationsapparates oder des Organismus überhaupt als Ursachen nachweisen liessen. Bei

einer und derselben Frau pflegt im Allgemeinen die Menstruation die von Anfang an angenommene Periodicität während der ganzen Dauer des Geschlechtslebens beizubehalten, doch kommen auch hiervon Ausnahmen gar häufig vor; äussere Einflüsse, besonders heftige psychische Affecte, körperliche Anstrengung, veränderte Lebensweise u. s. w. führen sehr leicht Unregelmässigkeiten, Verkürzung oder Verlängerung des Intervalles herbei.

Die Frage nach den Ursachen, von welchen die Periodicität der Uterinblutung abhängt, fällt mit der allgemeineren wichtigeren Frage nach den Ursachen der periodischen Keimdrüsenthätigkeit, von welcher ja die Blutung als Nebenerscheinung abhängt, zusammen. Bei Betrachtung der letzteren werden wir sehen, wieweit diese Frage zu beantworten ist. Warum bei den Menschen die Menstruation und Eilösung gerade in 28tägigen Perioden sich wiederholt, ist eine müssige Frage; es genügt, wenn wir irgend welche Umstände namhaft machen können, welche überhaupt eine relativ häufige Wiederkehr der fraglichen Vorgänge nothwendig machen. Ob die Periode im Mittel 28 oder 30 Tage umfasst, ist eine völlig gleichgültige Sache. Der unglückliche Umstand, dass in der Welt noch eine 28tägige Periode, die als anomalistische Periode bezeichnete Zeit eines Mondumlaufs um die Erde, existirt, hat zu der traurigen Verirrung geführt, dass man dieselbe in ursächlichen Zusammenhang mit der Periodicität der Menstruation brachte, die Wiederkehr der Blutung durch die Wiederkehr einer bestimmten Mondphase, bei welcher sie vorher eintrat, hervorgerufen werden liess! Freilich sind jetzt wohl in der Physiologie die Zeiten so naiver Anschauungen und vager Fictionen vorüber, die Wundermacht des Mondes, durch welche er Wetter und Menstruation regiert, in das Bereich der Laienmährchen zurückgedrängt, allein noch ist es nicht allzulange her, dass man auf statistischem Wege alles Ernstes die Abhängigkeit der Menstruationsperiodicität von dem Mondumlauf nachweisen und durch ein bestimmtes Gesetz ausdrücken zu können gemeint hat.[5]

Wir gehen zur Betrachtung der wesentlichen Vorgänge über, welche dem periodischen Blutabgange zu Grunde liegen, zu der periodischen Reifung und Lösung der Eichen. Es ist wunderbar, wie lange die wahre physiologische Bedeutung der Menstruation verborgen geblieben ist, wie lange man bei Säugethieren und Menschen die Existenz einer regelmässigen spontanen Eilösung nicht einmal vermuthet hat, trotzdem, dass dieselbe längst für alle übrigen Thierklassen evident erwiesen war, und daher wohl aus der Analogie hätte erschlossen werden dürfen, trotzdem, dass selbst die *corpora delicti* derselben bei Menschen wiederholt beobachtet worden waren. Es galt als feststehende Thatsache, dass bei Menschen und Säugethieren nur durch eine fruchtbare Begattung ein oder mehrere Eichen aus ihren Follikeln befreit werden könnten. Man fand zwar bei notorischen Jungfrauen wiederholt geplatzte Follikel in den Ovarien und deren Rückbildungsmodificationen, die gelben Körper, fand darin aber nur einen Grund, die Keuschheit der betreffenden Individuen in Abrede zu stellen, statt einen Beweis, dass die vermeintliche

Ausnahme von dem allgemeinen Gesetz der spontanen Eilösung ein Irrthum sei. Es war ferner längst erwiesen, dass die periodische Blutabsonderung nicht ein selbstständiger Lebensact des Uterus sei, dass sie in innigem Zusammenhange mit dem Leben der Keimdrüsen stehen müsse, da man die Blutung bei weiblichen Castraten oder krankhafter Zerstörung der Ovarien ohne gleichzeitige Alteration des Uterus wegbleiben, bei Entartung oder nach Exstirpation des Uterus dagegen entweder periodische Beschwerden, wie sie sonst die Blutung begleiten, oder sogar vicarirende Blutungen aus anderen Organen, Magen, Lungen eintreten sah; allein auch diese gewichtigen Thatsachen vermochten den festen Irrglauben nicht zu erschüttern. Erst im Jahre 1840 tauchte die Wahrheit vermuthungsweise auf; W. Jones, Paterson, Negrier[6] deuteten die ausserhalb der Gravidität wiederholt gefundenen gelben Körper richtig als Zeichen einer spontanen Eilösung, Negrier stellte sogar die Hypothese auf, dass bei jeder Menstruation ein Graaf'scher Follikel platze, und nach Entleerung seines Eies sich in ein sogenanntes „falsches" *corpus luteum* (den bei Gravidität gebildeten „wahren" gegenüber) umwandle. Immer fehlte aber noch der directe Beweis, vor Allem die Auffindung des Eichens selbst; diesen Beweis verdanken wir dem um die Zeugung so hochverdienten Bischoff.[7] Er fand bei weiblichen Säugethieren (Hunden, Kaninchen, Schafen, Schweinen), welche er streng von männlichen Individuen abgesperrt gehalten, oder denen er sogar, um jede Möglichkeit des Saamenzutrittes abzuschneiden, die Eileiter vom Uterus abgebunden hatte, constant bei jeder Brunstepoche nicht allein einen oder mehrere frisch geplatzte Follikel, sondern auch die aus ihnen entleerten Eichen selbst in den Eileitern. Nun ist es zwar beim Menschen heutzutage noch nicht gelungen, ein Eichen im Eileiter aufzufinden, aber das Bersten eines Follikels und seine Umwandlung zum gelben Körper bei jeder Menstruation ist bestimmt dargethan, und damit auch jeder gerechte Zweifel beseitigt, dass nicht auch beim Menschen spontan und zwar bei jeder Menstruation ein Eichen gelöst werde.[8] Die Reifung und Lösung eines Eichens während einer solchen Menstruation geht bei Menschen und Säugethieren folgendermaassen vor sich. Der Follikel nimmt rasch und bedeutend an Volumen zu, verwandelt sich in ein wasserhelles pralles Bläschen von 4—6‴ Durchmesser, welches hoch über die Oberfläche des Ovariums vorragt. Seine Blutgefässe, welche in der bindegewebigen Kapselwand verlaufen, erscheinen stark injicirt, besonders zeigt sich ein dichter, stark erfüllter Capillarkranz auf dem Scheitel der hervorragenden Parthie. Die Grössenzunahme des Follikels beruht hauptsächlich auf vermehrter Absonderung der seine Höhle erfüllenden Flüssigkeit, theilweise aber auch auf einer Wucherung seiner Epithelialauskleidung, der *membrana granulosa,* deren Zellen an Zahl und Grösse beträchtlich zunehmen. Eine ganz eigenthümliche Veränderung erleiden die Zellen des Keimhügels, in welchem das Eichen eingebettet liegt. Sie verlieren ihre ursprüngliche runde Form, indem sie sich zunächst nach einer Seite hin verlängern, so dass sie keulenförmig werden, sodann auch nach der

anderen Seite in eine Spitze auswachsen, und dadurch Spindelform annehmen. Da diese Zellen sämmtlich radial zum Ei geordnet sind, so dass ihr Längsdurchmesser senkrecht gegen dessen Zona steht, so erhält das Eichen mit seinem Zellenbesatz dadurch ein eigenthümliches, strahliges Ansehen, welches für die vollendete Reife charakteristisch ist.[9] Die vermehrte Absonderungsthätigkeit der Follikelgefässe, durch welche die eben beschriebenen Veränderungen desselben hervorgebracht werden, äussert sich auch am Eichen selbst, indem dasselbe rasch seine volle Grösse erhält, seine Zona sich verdickt, sein Dotter dichter und dunkler wird, sein Keimbläschen sich in das Innere der Dottermasse zurückzieht und darin wahrscheinlich noch vor der Lösung des Eichens zu Grunde geht. Endlich, wenn die Vergrösserung und Anspannung des Follikels einen gewissen Grad erreicht hat, platzt derselbe, und zwar jedesmal am Pol seiner über die Oberfläche hervorragenden Parthie, und treibt das unmittelbar hinter der Oeffnung liegende Eichen mit seinem anhaftenden strahligen Zellenmantel, welcher als *discus proligerus* bezeichnet wird, heraus in die zu seiner Aufnahme bereite Tuba. Die Kraft, welche den Follikel sprengt und das Eichen austreibt, ist jedenfalls keine andere, als der Druck, welchen die in seine Höhle eingetriebene Flüssigkeit gegen seine Wände ausübt; vielleicht wird das Platzen befördert durch eine Resorption an der zur Oeffnung bestimmten Parthie seiner Wand. Dass das Platzen regelmässig an dem obersten Punkte der über das Ovarium hervorragenden Stelle erfolgt, erklärt sich leicht aus dem Umstand, dass an dieser Stelle dem Druck der geringste Widerstand entgegengesetzt ist. Die constante Lage des Eichens hinter dieser Stelle bewirkt, dass es nothwendig von der mit Gewalt aus der Oeffnung hervorbrechenden Flüssigkeit mit herausgespült werden muss.

Der entleerte Follikel, welcher seine Rolle ausgespielt hat, geht zu Grunde, aber auf eine eigenthümliche Weise, indem er und zwar insbesondere die in ihm zurückgebliebene *membrana granulosa* eine Reihe von Veränderungen durchläuft, die ihn zum sogenannten gelben Körper, *corpus luteum*, machen. Das Wesen dieser Veränderungen besteht kurz bezeichnet in einer anfänglichen Wucherung und Fetterfüllung (fettigen Degeneration) der Epithelzellenschicht, so dass diese dasselbe Ansehen wie im Graaf'schen Follikel des Vogels, wo wir sie als Nahrungsdotter kennen gelernt haben, erhält. Später tritt der gelbe Körper in das Stadium der Atrophie, durch welche sowohl die mächtig vergrösserte *membrana granulosa* als die äussere Kapselwand allmälig vollkommen zum Schwinden gebracht wird, bis endlich vom ganzen Follikel nichts mehr übrig ist, als einzelne Pigmentkörnchen oder Pigmentkrystalle, welche von dem bei der Berstung in seine Höhle geflossenen Blute herrühren.

Ein vollkommen entwickelter gelber Körper zeigt folgenden Bau (Ecker, *Ic. Taf.* XXII, *Fig.* 13 u. 16). Seine äussere Begränzung bildet die ursprüngliche Kapsel des Follikels, welche indessen meist so verdünnt oder durch Resorption geschwunden ist, dass sie nicht immer von dem Stroma des Eierstocks scharf geschieden erscheint; es ist daher früher

auch von Einigen behauptet worden, dass die gleich zu beschreibende gelbe Schicht durch Auflagerung auf die Aussenfläche der Follikelwand entstehe. Die bei der Eilösung gebildete Oeffnung ist meist auch am entwickelten *corpus luteum* noch vorhanden, oder durch eine strahlig zusammengezogene Narbe kenntlich. Diese Kapselwand wird nun innerlich ausgekleidet von einer dicken, schön dottergelb gefärbten, vielfach gefalteten Lage, welche die ursprüngliche Höhle bis auf einen kleinen mittleren Raum ausfüllt, letzterer wird von einem geronnenen Blutpfropfen, von welchem sich Fortsätze zwischen alle Falten der gelben Rindenschicht eindrängen, eingenommen. Unter dem Mikroskop zeigt die gelbe Lage fast ausschliesslich kleinere und grössere Zellen mit deutlichem Kern und feinkörnigem Inhalt, in welchem sich eine Menge grösserer oder kleinerer gelbgefärbter Fetttröpfchen auszeichnen. Zwischen den Zellen gewahrt man eine amorphe oder undeutlich gefaserte Grundmasse mit zerstreuten Fetttröpfchen (welche indessen wohl aus geplatzten Zellen stammen), Blutgefässen und nach Ecker grossen spindelförmigen Zellen, von deren Gegenwart ich mich nicht habe überzeugen können (Ecker, *Ic.* a. a. O. *Fig.* 14c). Die Entstehung dieser Theile ist leicht zu erweisen und direct zu verfolgen. Der centrale Blutpfropfen entsteht, indem die bei der Berstung zerrissenen Blutgefässe der Kapsel die leergewordene Höhle mit Blutextravasat erfüllen; die gelbe Rindenschicht ist die umgewandelte *membrana granulosa,* welche durch Wucherung ihrer Zellen und Ablagerung einer Bindegewebsmasse zwischen denselben beträchtlich verdickt und vergrössert ist, so dass sie in dem ursprünglichen Follikelraum nicht mehr Platz gefunden und sich daher in Falten zusammengelegt hat. Ob die im Inneren der Zellen auftretenden beträchtlichen Fettmengen von aussen in dieselben abgesondert, oder durch eine chemische Umsetzung ihres ursprünglichen Inhaltes entstanden sind, ist zwar nicht erwiesen, allein das letztere aus denselben Gründen wahrscheinlicher, welche wir schon bei Betrachtung des Fettreichthums der inneren Schichten des Vogeldotters namhaft gemacht haben. Nachdem die Grössenzunahme des *corpus luteum* ein gewisses Extrem erreicht hat, beginnt früher oder später die Atrophie, welche sich auf alle Theile desselben erstreckt. Der centrale Blutpfropf, welcher schon durch das Wachsthum der Rindenschicht auf einen kleinen Raum eingeengt worden war, verschwindet schnell durch Resorption bis auf die schon oben genannten Pigmentreste, die entweder als sogenannte Hämatoidinkrystalle (Funke, *Atlas, Taf.* VI, *Fig.* 3), oder auch als unregelmässige rothbraune oder schwärzliche Körnchen alle anderen Theile des gelben Körpers überdauern, Jahre lang nach seiner Entstehung noch seine Stätte bezeichnen. Durchschneidet man ein Ovarium, so findet man regelmässig einen oder mehrere solche Reste in Form gelblicher, röthlicher oder braunschwarzer sternförmiger Figuren. Die gelbe Rindenschicht entfärbt sich allmälig, wohl in Folge eingetretener Resorption des gelbgefärbten Fettes; die Zellen gehen zu Grunde, das intercelluläre Bindegewebe nimmt überhand, und endlich ist weder mit blossen Augen, noch mit Hülfe des Mikroskops eine Son-

derung der umgewandelten gelben Schicht und des Eierstockstromas möglich. Die Kapsel, welche schon während der Entwicklung und Blüthe des *corpus luteum* zurückging, verschwindet während der Atrophie vollständig; was aus der *membrana propria* wird, ist nicht direct beobachtet.

Der Zeitraum, welchen ein geplatzter Follikel zu seiner Umbildung zum gelben Körper und dessen endlicher Rückbildung braucht, ist ebenso verschieden, als der Entwicklungsgrad, welchen letzterer erreicht. Es hat diese Verschiedenheit früher zur Unterscheidung wahrer und falscher gelber Körper geführt. Man betrachtete nur die während einer Schwangerschaft entwickelten, ausgezeichnet grossen gelben Körper als wahre, in Folge einer normalen Eilösung gebildete, während man die ausserhalb der Gravidität zuweilen gefundenen kleinen unscheinbaren als zufällige, abnorme und daher auch nur verkümmert entwickelte Gebilde ansah, so lange man ihren regelmässigen menstrualen Ursprung nicht kannte. Jetzt fasst man das Verhältniss gewissermaassen umgekehrt auf: die kleinen *corpora lutea*, wie sie jede Eilösung erzeugt, sind die gewöhnlichen, die grossen, während der Schwangerschaft ausgebildeten, ein zufälliger Ausnahmezustand; wahre gelbe Körper sind beide Arten, insofern beiden dieselbe Ursache, eine spontane Berstung eines Follikels zu Grunde liegt. Dass ausserhalb der Schwangerschaft die in Rede stehenden Gebilde nur eine beschränkte Grösse erreichen, nur wenige Wochen zu ihrer vollkommenen Ausbildung brauchen, nach einem bis zwei Monaten oder noch früher wieder verschwunden sind, während sie bei gleichzeitiger Gravidität das 3—4fache Volumen erreichen, erst nach 3—4 Monaten zu ihrer höchsten Blüthe kommen, und entsprechend langsam zurückgebildet werden, ist leicht erklärlich. Wird das gelöste Eichen nicht befruchtet, so schliesst mit der menstrualen Blutung die erhöhte Ernährungsthätigkeit in den Keimdrüsen ab, sinkt auf ein Minimum herab; in Folge davon bleiben erstens die in der Reifung begriffenen Follikel auf der erlangten Entwicklungsstufe stehen, bis sie die neue Menstruationsepoche wieder vorwärts bringt; zweitens gewährt dieses reducirte plastische Leben nur spärliche Mittel für die Wucherung des entleerten Follikels. Tritt dagegen Befruchtung des gelösten Eichens ein, so dauert im gesammten Generationsapparat ein erhöhtes Leben während der ganzen Schwangerschaftsperiode fort; dieselbe intensive Thätigkeit, welche dem Embryo im Uterus durch die Placenta sein ganzes Bildungsmaterial zuführt, kommt auch dem entleerten Follikel zu Gute, unterhält seine Wucherung längere Zeit und führt sie zu einem beträchtlicheren Grade. Bevor man die Bedeutung der *corpora lutea* überhaupt kannte, gab ihre mächtige Entwicklung während der Gravidität zu verschiedenen vagen Vermuthungen Veranlassung.[10] Seiler und Montgomery betrachteten sie als Nahrungsreservoirs für den Embryo, schrieben ihnen also bei den Säugethieren dieselbe Bedeutung zu, welche ihr Analogon, der gelbe Vogeldotter, wirklich hat; Home gab sie als Drüsen aus, in welchen neue Eier gebildet werden sollten.[11]

Fassen wir nun noch einmal die Vorgänge während einer Men-

struation mit Berücksichtigung ihres ursächlichen Zusammenhanges kurz zusammen. Alle vier Wochen zeigt sich in den menschlichen Ovarien eine erhöhte Thätigkeit, welche einige Tage anhält; durch dieselbe werden alle vorhandenen Follikel mit den in ihnen gebildeten Eichen rasch zu einer höheren Entwicklungsstufe gereift, ein oder mehrere der durch frühere Menstruationen am weitesten vorgerückten zur vollkommenen Reife gebracht, so dass ein oder mehrere Eichen ihre berstenden Bildungsstätten verlassen und in diejenigen Theile des Generationsapparates übergeführt werden, in welchen sie dem etwa von aussen eingebrachten männlichen Keimstoff begegnen, und wenn sie durch dessen Einwirkung befruchtet wurden, ihre Bestimmung, die Umbildung zum neuen Individuum, erfüllen, oder, wenn sie auf ihrem Wege nicht mit Saamen zusammentrafen, schnell zu Grunde gehen. Die erhöhte Thätigkeit beschränkt sich indessen nicht auf die Keimdrüsen, sie äussert sich auch in anderen Theilen des Geschlechtsapparates und bringt daselbst für die physiologische Bestimmung des Eichens zweckmässige Veränderungen hervor. Eine solche menstruale Activität der Eileiter ist es, durch welche der Eintritt des gelösten Eichens in ihre offnen vom Ovarium entfernten Mündungen und seine Fortbewegung durch ihren Kanal bewerkstelligt wird. Im Uterus äussert sich jene Thätigkeit in Veränderungen der Schleimhaut von der Art, dass dieselbe sich zur Aufnahme des Eichens und zu der später zu erörternden organischen Verbindung mit demselben zum Behuf der Ernährung des Embryos vorbereitet, wie sich durch die Anschoppung ihrer Blutgefässe, die schnelle Ausbildung und Secretionsthätigkeit der Uterindrüsen zu erkennen giebt. Diese Vorbereitungen sind nutzlos, wenn das Eichen unbefruchtet zu Grunde geht, sie gehen daher in diesem Falle schnell zurück, indem sich der Uterus des ihm zugeführten überschüssigen Bildungsmaterials durch die Menstruationsblutung entledigt. Wurde dagegen das Eichen befruchtet, so bleibt die Blutung aus, das durch die Congestion herbeigeführte Material wird passend verwendet zur Entwicklung der Placenta, zur Ausbildung und massenhaften Vermehrung der für die spätere Geburt nothwendigen Muskeln, zur Ernährung des Embryo.

Höchst wahrscheinlich findet in den Menstruationsepochen ausser der Reifung der vorhandenen auch die Anlage neuer Follikel und Eichen zum Ersatz für die zu Grunde gehenden statt. Bedenken wir, dass bei einem menschlichen Weibe während der 35jährigen Dauer des Geschlechtslebens bei regelmässiger Wiederkehr der Menses in 28 Tagen etwa 450 Eichen gelöst werden, so ist nicht wahrscheinlich, dass alle diese Follikel bereits vor dem Eintritt der Pubertät präformirt sind, da nach Koelliker's ohngefähren Zählungen ein Ovarium gleichzeitig nur etwa 30—100 Follikel enthält, ein guter Theil davon aber auch nach dem Ende des Geschlechtslebens noch übrig ist. Im Gegentheil spricht erstens der Umstand, dass auch in den späteren Perioden des Geschlechtslebens immer noch ganz primordiale Follikelanlagen in jedem Eierstock gefunden werden, zweitens die Analogie entschieden für eine Nachbildung. Nicht allein bei niederen Thieren, sondern auch bei den Säuge-

thieren ist eine Neubildung von Eikapseln während jeder Brunst durch BISCHOFF's directe Beobachtungen ausser allen Zweifel gesetzt; es erfolgt die Neubildung genau auf dieselbe Weise, wie die erste Bildung im embryonalen Eierstock.

Wir können den Verhältnissen der Brunst bei den Thieren keine ausführliche Betrachtung widmen, einige allgemeine Bemerkungen indessen können wir nicht umgehen. Die vollständige Analogie der thierischen Brunst mit der menschlichen Menstruation liegt so klar zu Tage, dass kein beachtenswerther Zweifel mehr dagegen erhoben werden kann. Der wesentliche Vorgang ist bei beiden die spontane Lösung der weiblichen Keimstoffe, wenn auch der Vorgang im Einzelnen und die begleitenden Erscheinungen mannigfache Abweichungen zeigen. Bei der Mehrzahl der Thiere werden grössere Mengen von Eiern auf einmal gelöst, wenn auch dafür die Brunst in längeren Intervallen, meist nur einmal jährlich, wiederkehrt. Eine Menstrualblutung kommt nur bei den Säugethieren und auch hier nur andeutungsweise vor. POUCHET[12] ist es, welcher dieses interessante Factum genauer untersucht hat; er beobachtete bei Hunden, Katzen, Kühen, Schweinen, Kaninchen, Meerschweinchen eine deutliche, wenn auch noch so spärliche Blutausschwitzung zur Zeit der Brunst (bei manchen liess sich der Blutgehalt des Vaginalschleims nur unter dem Mikroskop nachweisen), er fand ferner dieselbe Congestion, dieselben vorbereitenden Veränderungen der Uterinschleimhaut, wie beim menschlichen Weibe. Letztere scheint auch bei den Thieren die Quelle des Menstrualblutes zu sein; BISCHOFF sucht sie zwar in der Schleimhaut der Scheide, des Muttermundes und Mutterhalses, weil er bei Hündinnen auch nach der Unterbindung der Uterushörner Blutabgang beobachtete, allein er hat nicht erwiesen, dass nicht auch die Schleimhaut der letzteren Blut ausschwitzt. Beim Menschen haben wir oben die Blutung als Zeichen und Mittel der Rückbildung jener vorbereitenden Veränderungen des Genitalapparates, welche bei mangelnder Befruchtung unnütz geworden sind, bezeichnet; bei den Säugethieren spricht gegen diese Auffassung der Umstand, dass Hündinnen z. B. constant erst nach vollendeter Blutung die Begattung gestatten, die Befruchtung hier also regelmässig nach der Blutung stattfindet. Die Ursachen der seltneren Wiederkehr der Brunst bei den Thieren im Allgemeinen und der speciell bei den einzelnen Arten zu beobachtenden zeitlichen Verhältnisse hat LEUCKART[13] in trefflicher Weise auf dieselben ökonomischen Verhältnisse des Haushaltes zurückzuführen gesucht, aus denen er die Differenzen der Fruchtbarkeit so scharfsinnig erläutert hat. Die Grundlage seiner Betrachtungen ist der schon öfter hervorgehobene Satz, dass das Zeugungsmaterial ein Ueberschuss des individuellen Haushaltes ist. Von diesem Gesichtspunkt aus erklärt sich die Thatsache, dass bei allen Thieren die Brunst in diejenige Zeit fällt, in welcher sich die Verhältnisse der Einnahmen gegen die Ausgaben am günstigsten gestalten. Das allgemeine Hochzeitsfest ist der Frühling, in welchem für die Mehrzahl der Thiere die erwachende Natur neue und reichliche Nahrungsquellen eröffnet, während gleichzeitig gewisse Aus-

gaben des individuellen Haushaltes verringert werden. Bei sehr wenigen Thieren fällt die Brunst in den Winter, und zwar bei solchen, welche erwiesenermaassen wirklich in dieser Jahreszeit ihre reichlichste Nahrung finden, oder bei denen der Erwerb sich in allen Jahreszeiten nahezu gleich gestaltet, wie dies bei manchen im Wasser lebenden Thieren der Fall ist. Bei manchen Thieren fällt die Brunst in den zeitigen, bei anderen erst in den späteren Frühling, oder gar erst in den Sommer, je nachdem z. B. die Hauptvegetationszeit der Pflanze, welche ihre beste Nahrung bildet, früher oder später fällt. Bei manchen Säugethieren fällt die Brunst und die Begattung zwar noch in das Ende des Winters, die Trächtigkeit und Brutpflege dagegen, welche ungleich mehr Material beansprucht, als die Production der wenigen kleinen Eichen, in den Frühling. Bei den Wiederkäuern tritt die Brunst erst gegen Ende des Sommers ein, weil dieselben, nachdem sie den Winter über aus Mangel an frischen Vegetabilien gedarbt haben, im Frühling zunächst ihren eigenen Körper restauriren müssen, bevor sie an die Erübrigung des Zeugungsmaterials gehen können. Bei den Fröschen fällt die erste Bildung der Eier und des Saamens in den Spätherbst, die weitere Ausbildung und völlige Reifung aber in den Frühling, nachdem die Bildungsvorgänge in den Keimdrüsen, wie alle vegetativen Processe, während der Winterruhe auf ein Minimum herabgesunken sind. In südlichen Klimaten, wo die nahrungbringende Jahreszeit weit früher als in nördlichen eintritt, tritt auch die Brunst weit früher ein. Die Zahl der jährlichen Brunsten, die Häufigkeit der Wiederkehr der erhöhten Keimdrüsenthätigkeit, welche sehr verschieden bei verschiedenen Thieren ist, lässt sich ebenfalls auf ökonomische Ursachen leicht zurückführen. Wo die günstigen Ernährungsverhältnisse das ganze Jahr, oder wenigstens Frühling, Sommer und Herbst fortdauern, kann sich die Brunst öfter wiederholen, wenn nicht die Grösse der Ausgaben, die Menge des bei der ersten Brunst producirten Bildungsmaterials den Haushalt für längere Zeit erschöpft hat. Die gute reichliche Ernährung unserer Hausthiere vermehrt die Zahl der jährlichen Brunsten, ja sie kann sogar, wie bei den Leghühnern, eine Art ununterbrochener Brunst zu Stande bringen. Bei keinem Thiere kommt eine solche Häufigkeit der Brunst, wie beim Menschen vor. Bei vielen niederen Thieren kommt überhaupt nur eine einzige Brunst, eine einmalige Vollführung der Zeugungsgeschäfte auf ein individuelles Leben, der Organismus vergeht, wenn er seine Pflichten für das Leben der Gattung erfüllt hat; gleichwie unter den Pflanzen z. B. die *Agave* nach langem, hundertjährigen Bestehen mit der ersten und letzten Erfüllung der Zeugungsaufgabe ihr Leben beschliesst, so stirbt die Eintagsfliege, nachdem sie Jahre lang in nicht zeugungsfähigem Larvenzustand gelebt, und die wenigen Stunden, für welche sie die vollendete Form angenommen, fast ausschliesslich dem Zeugungsgeschäft gewidmet hat.

Schliesslich haben wir noch eines Verhältnisses zu gedenken, auf welches man zum Theil noch heutzutage einen Einwand gegen die vollständige Identität von thierischer Brunst und menschlicher Menstruation

gründen zu können gemeint hat. Für die grosse Mehrzahl der Thiere war längst erwiesen, dass nur während der Brunstperiode Eier in den Keimdrüsen gereift und gelöst, nur diese spontan gelösten Eier bei stattfindender äusserer oder innerer Befruchtung zu Nachkommen sich entwickeln, dass nicht ausserdem auch eine Begattung durch den eingeführten Saamen eine Lösung von Eiern herbeiführen kann. Für die grosse Klasse von Thieren, bei welchen die Befruchtung ausserhalb des weiblichen Organismus geschieht, verstand sich dies von selbst. Das Mittel, durch welches die rechtzeitige Befruchtung der zeitweilig ohne Zuthun der männlichen Individuen gelösten Eier gesichert ist, zeigt sich offenbar in der Einrichtung, dass bei allen Thieren auch die männlichen Individuen einer periodischen Brunst unterworfen sind, d. h. auch die Thätigkeit der männlichen Keimdrüsen nur zu bestimmten Zeiten und zwar genau zu denselben Zeiten, in welche die weibliche Brunst fällt, eintritt, dass ferner beide Klassen von Individuen durch „Instinct" getrieben werden, für das Zusammentreffen der beiderseits spontan entwickelten und gelösten Zeugungsstoffe unter den geeigneten Verhältnissen zu sorgen. Wesentlich verschieden erscheinen diese Verhältnisse beim Menschen. Der Mann zeigt keine durch Perioden der Ruhe unterbrochene Thätigkeit seiner Geschlechtsdrüsen, keine mit der weiblichen Menstruation zeitlich coincidirende periodische Brunst; es ist vielmehr durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt, dass einerseits der Mann fortwährend reifen Saamen secernirt, daher zu jeder Zeit eine fruchtbare Begattung vollführen kann, dass aber auch andererseits das menschliche Weib, trotz ihrer periodischen Brunst, zu allen Zeiten, nicht blos während der Menstruation, sondern sogar in der Mitte zwischen zweien in Folge einer Begattung schwanger werden kann. Hieraus folgerten Einige, dass, wenn auch die Menstruation, wie die thierische Brunst, ihrem Wesen nach in einer spontanen Eilösung bestehe, sie doch nicht dieselbe wichtige unentbehrliche Rolle, wie die thierische Brunst spiele, nicht durch sie allein die zu befruchtenden Eichen geliefert würden, sondern häufig, vielleicht in der Regel, eine Begattung unabhängig von ihr die Lösung desjenigen Eichens, welches der eingeführte Saame befruchte, vermittle. Eine solche nicht spontane, durch die Begattung vermittelte Eilösung ist indessen nichts weniger als erwiesen, im Gegentheil im höchsten Grade wahrscheinlich, dass unter allen Umständen auch beim Menschen die spontan während der Menstruation gelösten Eichen allein befruchtet werden, auch in denjenigen Fällen, in denen die wirksame Begattung erwiesenermaassen in der Mitte eines Menstruationsintervalls stattgefunden hat. Die Gründe, auf welche diese namentlich von Bischoff vertretene Behauptung sich lehnt, sollen bei der Lehre von der Befruchtung erörtert werden. Hier haben wir die Behauptung selbst anticipirt, um den letzten möglichen Einwand gegen die auseinandergesetzte Bedeutung der menschlichen Menstruation aus dem Wege zu räumen.

[1] C. Schmidt, *die Diagnostik verdächt. Flecke in Criminalfällen*. Mitau u. Leipzig 1848, pag. 8 u. 41. — [2] J. Vogel, s. R. Wagner's *Lehrbuch der Physiologie*, 3. Aufl.

pag. 230. — [3] E. H. Weber, *Zusätze zur Lehre vom Bau u. den Verrichtungen der Geschlechtsorgane*, Leipzig 1846, pag. 42. — [4] Judée, *des modific. subies par l'uterus à l'époque menstr.*, *Gaz. des. hôpitaux* 1855, No. 34 et 57, hat aus einigen Sectionsbefunden den Schluss gezogen, dass das Menstruationsblut nicht aus der Uterinhöhle, sondern nur von den Lippen des Muttermundes stamme; Legendre, ebendas. No. 52, hat bereits diesen Irrthum genügend widerlegt. Neuerdings hat Hess, *de hymene clauso adjunctis de sang. menstr. retento disquis. Diss. Dorpati* 1854, eine genauere chemische Analyse des Menstrualblutes unternommen. Als Untersuchungsobject benutzte er das zurückgehaltene Blut, welches in einem Falle von *hymen imperforatum* bei dessen operativer Oeffnung erhalten wurde. Das specifische Gewicht desselben betrug 1045; unter dem Mikroskop zeigte es ausser theils normalen, theils geschrumpften Blutkörperchen, zahlreiche Eiterkörperchen, Epithelzellen, Entzündungskugeln und feine Molecularmasse. Die chemische Analyse ergab, dass es 71,97% Wasser und 28,03% feste Bestandtheile, 9,26% Blutkörperchen (nach Figuier's Methode bestimmt), 10% Schleim, 7,2% Eiweiss, 1,17% Salze, 0,29% Extractivstoffe und 0,12% Fett enthielt. Leider können wir dieser Untersuchung wenig Werth beilegen, einmal, weil sich gewichtige Einwände gegen die Richtigkeit der befolgten analytischen Methode erheben lassen, zweitens, weil das untersuchte Blut, wie aus seiner Gerinnungsweise und dem mikroskopischen Befund sich ergiebt, schwerlich als normales unverändertes Menstruationsblut angesehen werden darf. — [5] Schweig, *Unters. über period. Vorgänge*, Karlsruhe 1843, *Arch. f. phys. Hlk.* 1844, Bd. III. pag. 281. Folgende Data dienen zur Erörterung und Kritik der Schweig'schen Behauptung von einem Abhängigkeitsverhältniss zwischen der Periodicität der Menstruation und dem Mondumlauf. Unter 242 weiblichen Individuen traf bei 76 (31%) die folgende Menstruation genau an derselben Stelle der anomalistischen Periode ein, an welcher die vorhergehende eingetreten, bei 116 höchstens 3 Tage vor oder nach dem entsprechenden Zeitpunkt. In anderen Fällen kehrte sie in Intervallen einer halben, oder drei Viertel, oder fünf Viertel, oder anderthalb anomalistischer Periode wieder; 9% der Fälle zeigten eine Periodicität, welche nicht mit einem solchen Bruchtheil der Mondumlaufszeit übereinstimmte. Wir brauchen nur noch weitere Bruchtheile derselben zu Grunde zu legen, um bequem in Schweig's Sinne alle möglichen Menstruationsintervalle unterzubringen. Diese Zahlen sollen beweisen, dass jenes ursächliche Verhältniss wirklich vorhanden ist, dass der Mond die wunderliche Ehre hat, Gott weiss durch welche Kraft, die weiblichen Keimdrüsen, und zwar nur die des Menschen, zu zwingen, ihre Thätigkeit nach seiner Reiseuhr zu reguliren. Eine genügende Kritik dieser Verirrung liegt in der Naivetät, mit welcher Schweig Abweichungen von 1—3 Tagen als unwesentliche, das Gesetz nicht behelligende Ausnahmen betrachtet, obwohl diese Ausnahmen gerade die Hälfte der Fälle ausmachen. — [6] Vergl. W. Jones, *pract. observ. on diseas. of women*, London 1839; Paterson, *Edinb. med. and surgic. Journal*, Oct. 1840; Negrier, *recherch. anatom. et phys. sur les ovaires dans l'espèce humaine*, Paris 1840. — [7] Bischoff, *Beweis der von der Begattung unabhängigen period. Reifung u. Loslösung der Eier der Säugethiere u. des Menschen, als der ersten Bedingung ihrer Fortpflanzung*. Giessen 1844. — [8] Dass noch niemals ein solches durch die Menstruation gelöstes Eichen beim Menschen in den Tuben oder in dem Uterus hat aufgefunden werden können, ja dass selbst befruchtete Eichen in ihren früheren Entwicklungsstadien nur ausserordentlich selten gefunden werden, erklärt sich aus folgenden Umständen. Erstlich werden bei Sectionen sehr selten Eileiter und Uterus mit der peinlichen Sorgfalt durchsucht, welche die Auffindung eines so kleinen Gebildes erfordert, zweitens betrifft die Mehrzahl der Sectionen kranke Individuen, bei welchen unmittelbar vor dem Tode die Menstruation in Folge der Krankheit niemals eintritt, und drittens werden die Sectionen meistens so spät nach dem Tode angestellt, dass das Eichen entweder bereits zerstört, oder in der weichen Schleimhaut kaum noch auffindbar ist. — [9] Vergl. Bischoff, *Entw. des Kanincheneies*, *Taf.* II, *Fig.* 15 A B; *Entw. d. Hundeeies*, *Taf.* I, *Fig.* 4 u. 5; *Entw. d. Meerschweinchens*, *Taf.* I, *Fig.* 2. — [10] Vergl. Seiler, *die Gebärmutter und das Ei des Menschen*, pag. 28; Montgomery, *die Lehre von den Zeichen der Schwangerschaft*, deutsch von Schwann, pag. 261; Home, *lect. on compar. anat.* Bd. III. pag. 294. — [11] In der Regel findet man in menschlichen Ovarien nie mehr als einen gelben Körper auf einmal, da eben bei jeder Menstruation nur ein Follikel zu platzen pflegt, der daraus gebildete gelbe Körper aber ausserhalb der Schwangerschaft bereits im Stadium der Atrophie ist, wenn die folgende Menstruation die Bildung eines neuen veranlasst. Ein interessanter Ausnahmefall wurde kürzlich auf hiesiger Anatomie von E. H. Weber gefunden. Bei einem Mädchen zeigte jedes Ovarium eine grosse Ansahl schön ausgebildeter gelber Körper bis zu 5''' Durch-

messer mit starken, intensiv gefärbten Rindenschichten; ihre Zahl in beiden Ovarien zusammen betrug 17. Es ist schwer zu sagen, wodurch diese massenhafte Entwicklung bedingt war, ob abnormer Weise so viele Eichen bei jeder oder wenigstens bei der letzten Menstruation gelöst worden waren, oder ob jedes *corpus luteum* von einer besonderen Menstruation herrührte, und nur die verzögerte Atrophie die Ursache der gleichzeitigen Gegenwart so vieler war. — [12] POUCHET, *théorie posit. de l'ovulation spont. et de la fécondation*, Paris 1847, pag. 256, *Atlas*, *Pl.* XIV. et XV., *Fig.* 1. — [13] LEUCKART a. a. O. pag. 860.

§. 288.

Schicksale der gelösten Eichen. Die Bestimmung der periodisch aus ihren Bildungsstätten befreiten Eichen, unter Beihülfe des Saamens sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln, wird durchaus nicht von allen wirklich erfüllt. Die relative Zahl der wirklich zur vollen Entwicklung gelangenden Keime ist, wie schon bei der Lehre von den Fruchtbarkeitsverhältnissen berührt wurde, bei verschiedenen Thieren sehr verschieden, bei jeder einzelnen Art je nach mannigfachen äusseren Umständen in weiten Gränzen schwankend. Bei manchen werden regelmässig alle Eichen befruchtet und dadurch die Embryonalbildung vermittelt, bei anderen geht die Mehrzahl der Keime, ohne ihre physiologische Aufgabe zu lösen, zu Grunde, sei es, dass sie überhaupt nicht oder nicht unter den geeigneten Verhältnissen mit dem männlichen Geschlechtsstoff in Berührung gekommen sind, sei es, dass sie zwar befruchtet, aber nicht in die zur normalen Entwicklung nothwendigen äusseren Verhältnisse gebracht wurden. Bei dem menschlichen Weibe liefert die Keimdrüse 35 Jahre lang alle vier Wochen ein entwicklungsfähiges Ei und doch kommt bei einer grossen Anzahl von Individuen kein einziges derselben, bei anderen nur 1—6 zur Entwicklung, die Production von 12 Nachkommen gilt bereits als ein seltenes Extrem. Die Schicksale der Eichen hängen demnach in erster Instanz davon ab, ob sie mit Saamen in wirksame Berührung kommen oder nicht; die vollständige Lebensgeschichte des befruchteten Eichens soll in einem kurzen Abriss der Entwicklungsgeschichte dargestellt werden; hier wollen wir die Schicksale des unbefruchteten Eies, welche es bis zu einer gewissen Gränze mit dem befruchteten gemein hat, erörtern.

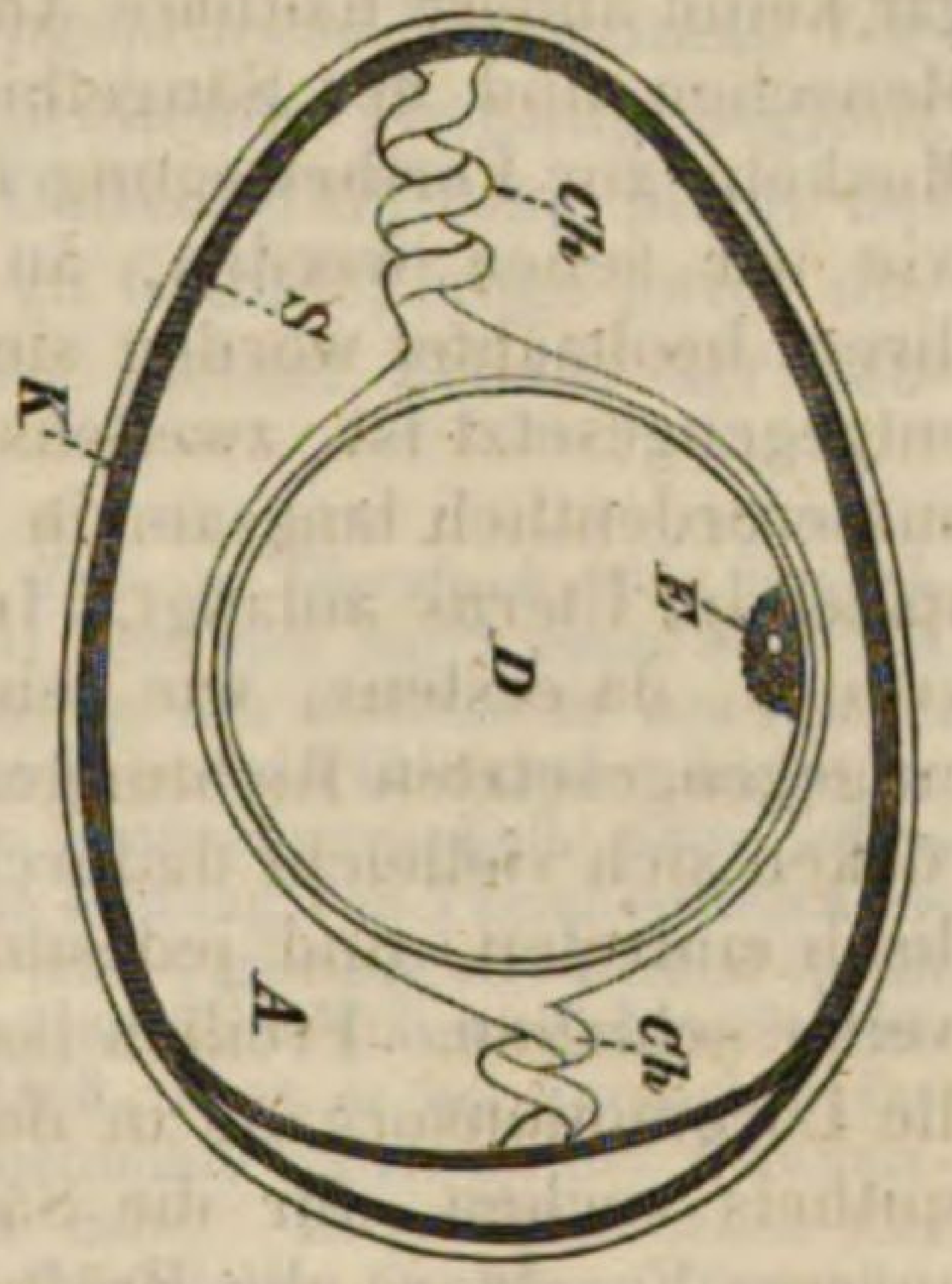
Bei den niederen Thieren, bei welchen Keimdrüse und Eileiter einen continuirlichen hohlen Schlauch bilden, ist für die fertigen Eichen ein unverfehlbarer Weg zum Fortrücken nach ihrem Bestimmungsort gegeben, sei es nun, dass die Fortbewegung einfach durch das Nachrücken der im hinteren Ende des Schlauches neugebildeten Elemente oder durch active Contractionen der Wandungen des Schlauches bewerkstelligt wird. Eine gleiche Continuität des Weges, welchen das Ei nach seiner Lösung zurückzulegen hat, findet sich unter den Wirbelthieren nur bei den Knochenfischen; bei allen übrigen, gleichviel ob ihre Eierstöcke solid oder hohl, ob demnach die gelösten Eichen nach aussen oder in die innere Höhle entleert werden, findet das eigenthümliche, bei

keiner anderen Drüse vorkommende Verhältniss statt, dass der Ausführungsgang der Keimdrüse, der Eileiter, in keiner anatomischen Communication mit derselben steht, sondern mehr weniger entfernt von ihr mit einer freien Mündung beginnt. Es fragt sich, wie bei diesem anscheinend unzweckmässigen Verhältniss die Aufnahme der Eichen in den Eileiter zu Stande kommt, wie eine Verirrung der Eichen in die Bauchhöhle, welche um so leichter möglich erscheint, je kleiner die Eichen, je entfernter die Mündung der Tuba vom Ovarium, vermieden wird. Bei einigen Thieren steht unzweifelhaft fest, dass das Eichen nach seinem Austritt aus dem Follikel, um in die Tuba zu gelangen, eine Strecke weit die freie Bauchhöhle durchwandern muss, d. i. bei denjenigen Thieren, bei welchen das Ende der Tuba in einiger Entfernung vom Eierstock unbeweglich befestigt ist. Wie unter diesen Umständen die Einhaltung des richtigen Weges gesichert wird, welche Kräfte das Eichen auf dieser freien Zwischenpassage bewegen und leiten, ist nicht sicher ermittelt. Bei denjenigen Thieren dagegen, bei welchen, wie auch beim Menschen, das Ende der Tuba freibeweglich ist, so dass es zum Ovarium hinbewegt werden kann, ist nicht allein wahrscheinlich, sondern durch directe Beobachtung erwiesen, dass zur Zeit der Eilösung die Mündung der Tuba an das Ovarium sich anlegt, und zwar regelmässig den reifen zur Berstung sich vorbereitenden Follikel so umfasst, dass das austretende Eichen nothwendig in sie hineingelangen muss. Diese Beobachtung ist bei Vögeln sehr häufig wiederholt; Haller, Gendrin, Raciborsky, Laehr haben dieselbe aber auch in einzelnen Fällen bei Frauen, welche während oder kurz nach der Menstruation, oder auch unmittelbar nach dem Coitus gestorben waren, bestätigt, so dass an der Allgemeinheit des Vorganges nicht zu zweifeln ist. Sehr schwierig ist es aber, die Mechanik dieser zweckmässigen Tubabewegung zu erklären. Welche Kräfte führen die Mündung des Eileiters jedesmal zur richtigen Zeit an das Ovarium, und jedesmal gerade an denjenigen Follikel, welcher sich seines Eies entledigen wird? [1] Das Vorhandensein einer beträchtlichen Muskelschicht in den Eileiterwandungen lässt zwar an eine active Bewegung denken, allein bei näherer Betrachtung erscheint diese Vermuthung doch als unzulässig; es ist nicht einzusehen, wie die gleichförmig am ganzen Eileiter vertheilten Muskeln gerade jene einseitige Bewegung des Endes hervorbringen sollen. Weit plausibler ist die zuerst von Haller aufgestellte Hypothese, dass die Bewegung der Tuba und ihr längeres Anhaften am Ovarium auf einer Art von Erection, einer durch Blutüberfüllung hervorgebrachten Formveränderung beruht; es spricht dafür die Thatsache, dass zur Zeit der Brunst die Gefässe der Tuba in gleichem Congestionszustande, wie die des übrigen Generationsapparates angetroffen werden. Erweist sich diese Hypothese als richtig, so bildet diese Steifung der Tuba ein weiteres Glied in der oben betrachteten Reihe der durch periodischen Blutandrang zu den Zeugungsorganen hervorgebrachten Zeugungsvorgänge. Welche Mittel es aber auch sein mögen, durch welche der Uebertritt des Eichens in die gesonderte Tuba bewerkstelligt wird, sicher ist, dass sie nur in äusserst

seltenen Fällen ihren Zweck verfehlen, eine Verirrung der Eier in die Bauchhöhle, ein Steckenbleiben in derselben beim Menschen zu den grössten Seltenheiten gehört.[2]

Während das Ei durch den Eileiterkanal vorwärts bewegt wird, erhält es bei einer grossen Anzahl von Thieren accessorische Umhüllungen verschiedener Art, bald festere Schutzhüllen, bald reichere albuminreiche Ablagerungen, welche mit dem Namen Albumen bezeichnet werden, während die ersteren zum Theil den Namen Chorion führen, theils schlichtweg Eischaalen genannt werden. Wir müssen es der vergleichenden Anatomie überlassen, die Art und Beschaffenheit der Zuthaten des Eileiters durch die ganze Thierreihe zu verfolgen. Bei der Mehrzahl der Säugethiere bleibt das Eichen im Eileiter völlig nackt, auf seine ursprüngliche Hülle, die Zona, beschränkt, nur beim Kaninchenei[3] findet eine ziemlich mächtige Ablagerung eines festweichen Albumens in concentrischen Schichten statt, welches indessen bald wieder verschwindet, wahrscheinlich indem es in's Innere des Eies aufgenommen als Baumaterial verwerthet wird. Der als *discus proligerus* bezeichnete Zellenmantel, welcher dem Eichen bei seinem Austritt aus dem Follikel bei Säugethieren anhaftet, schwindet im Eileiter rasch und ist völlig aufgelöst, wenn die Eiweissablagerung auf die nackte Zona beginnt. Ob beim Menschen etwas Aehnliches stattfindet, wissen wir nicht, da es noch nicht gelungen ist, ein Eichen in der menschlichen Tuba aufzufinden. Besonderer Schutzhüllen kann das Säugethierei füglich entbehren, da es nicht an die Aussenwelt tritt, sondern der sichern Behausung des Uterus übergeben wird, auf dem Wege dahin aber seine Zona hinreichenden Schutz gewährt; das Fehlen der Eiweissumlagerung bei der Mehrzahl der Säugethiere erklärt sich ebenso einfach aus der Entbehrlichkeit eines Nahrungsreservefonds, da noch ehe das ursprüngliche Material des Dotters verbraucht ist, das Eichen bereits durch den hergestellten Gefässverkehr vom mütterlichen Blute seine Zufuhr bezieht. Beide Arten accessorischer Eileiterhüllen finden sich in ausgezeichneter Weise bekanntlich bei den Vögeln, deren Ei überhaupt unter allen Thieren relativ und absolut die grösste Mitgift erhält. Nicht allein das als Nahrungsdotter bezeichnete Epithel des Graaf'schen Follikels wird demselben an die Aussenwelt mitgegeben, sondern der Eileiter fügt dazu noch eine mächtige Masse eiweissreicher Flüssigkeit und eine derbe äusserlich durch Kalksalze erhärtete Schutzhülle. Das Albumen der Vogeleier ist keine homogene Masse, sondern besteht aus mehrfachen Schichten von verschiedener Consistenz; die consistentesten umhüllen unmittelbar die gelbe Dotterkugel *D* (mit dem Ei *E*) und gehen von zwei diametral gegenüberliegenden Punkten derselben als spiralig gewundene (die eine rechts, die andere links gewunden) Stränge *Ch*, die sogenannten Chalazen oder Hagelschnüre, die eine nach dem spitzen, die andere nach dem stumpfen Pol der äusseren Schale.[4] Die Entstehung dieser gedrehten Schnüre erklärt sich auf folgende Weise. Das Albumen wird bei den Vögeln von zahlreichen kleinen keulenförmigen Drüschen abgesondert, welche in der Schleimhaut des Eileiters in spiralig verlaufenden

Falten hintereinander geordnet sind. Das ursprünglich feinkörnig getrübte Secret derselben überzieht die Schleimhautoberfläche als continuirliche Schicht, die aus dem Follikel in den Eileiter gelangte Dotterkugel rollt, indem sie durch die spiralig gestellten Falten selbst genöthigt wird, sich in Spiraltouren fortzubewegen, jene Schicht spiralig um sich auf; die über den Polen des Eies zusammengedrehten Theile der Eiweissschicht bilden die Chalazen. Später lagert sich noch mehr Albumen *A* von geringerer Consistenz auf diesem ersten Niederschlag ab. Die chemische Analyse des Albumens vom Hühnerei hat Folgendes ergeben. Es enthält dasselbe nach Lehmann[5] durchschnittlich 13,316 % feste Bestandtheile, darunter 12 % an Natron gebundenes Albumin (Albuminnatron), von anderen organischen Bestandtheilen geringe Mengen Fette und etwa 0,5 % Zucker. Die Mineralbestandtheile bestehen vorwiegend aus Chloralkalien, und zwar hauptsächlich Chlornatrium, geringen Mengen von Phosphorsäure, hauptsächlich an Kalk- und Talkerde gebunden, Spuren von Eisenoxyd und kohlensauren Alkalien. Das Vorherrschen der Natron- über die Kalisalze, der Chlorverbindungen über die Phosphate dem Dotter gegenüber, in welchem das Umgekehrte stattfindet, erinnert an den gleichen Gegensatz, welchen die Mineralbestandtheile des Blutplasmas denen der Blutzellen gegenüber darbieten. Die Zusammensetzung des Albumens weist unzweideutig auf seine Bestimmung, als Ernährungsmaterial für den Embryo verbraucht zu werden, hin. Um diese Eiweissschicht bildet sich als zweite Hülle die sogenannte Schalenhaut *S*, eine derbe aus faserigem Gewebe bestehende Membran, auf welche endlich die harte brüchige Kalkschale *K* abgelagert wird. Die Entstehung der ersteren war lange Zeit ein Räthsel; H. Meckel[6] hat dasselbe gelöst, indem er zur Evidenz bewiesen hat, dass die Schalenhaut nichts Anderes als ein abgelöstes Stück der Eileiter- (Uterin-) Schleimhaut, also ein vollständiges Analogon der eigenthümlichen, als *membrana decidua* bekannten Umhüllung ist, welche, wie später genauer dargelegt werden soll, das menschliche Ei während seiner Entwicklung im Uterus erhält. Den Beweis für diese Herkunft führt Meckel theils aus der mikroskopischen Structur, indem er in dem faserigen Grundgewebe der Membran Reste von Blutgefässen und zahlreiche Poren als Reste der Eiweissdrüschen (gleichwie die menschliche Decidua Poren als Reste der Uterindrüsen zeigt) fand, theils aus dem Umstand, dass bei jeder Henne, welche ein mit Schalenhaut versehenes Ei trägt, an einer scharf begränzten ringförmigen Stelle des Eileiters ein Schleimhautverlust deutlich nachweisbar ist.[7] Die Verkalkung dieser Schalenhaut erfolgt im untersten Ende des Eileiters,



welches vermittelst kleiner traubiger Drüschen die hauptsächlich aus kohlensaurem Kalk bestehende erhärtende Masse absondert.

Die Fortbewegung des Eichens durch den Eileiter geschieht zweifelsohne überall, wo die Eileiterwände mit Muskelfasern ausgerüstet sind, durch diese auf gleiche Weise, wie z. B. die Fortbewegung des Darminhaltes durch peristaltische Bewegungen der Darmwände. Wo so umfangreiche Gebilde fortzuschieben sind, wie bei den Vögeln, bleibt gar keine andere haltbare Annahme übrig. Bei den kleinen Eichen des Menschen und der Säugethiere dagegen hat man die Verwendung der Muskeln zur Fortbewegung in Zweifel gezogen, und zwar erstens, weil, wie wir sehen werden, an den Eileitern peristaltische Contractionen direct beobachtet worden sind, deren Richtung dem Wege des Eichens entgegengesetzt ist, zweitens, weil bei manchen Säugethieren das Ei so ausserordentlich langsam in der Tuba vorrückt, erst nach 6 Tagen und später im Uterus anlangt. Indessen sind dies keine stichhaltigen Gegengründe, da erstens, wie beim Darm, peristaltische Bewegungen in zwei entgegengesetzten Richtungen möglich sind, zweitens das langsame Vorrücken sich vielleicht dadurch erklärt, dass die Contractionen nur periodisch eintreten, und jedesmal das Eichen nur um eine kleine Strecke weiter schieben. Freilich lässt sich auch die Ansicht Derjenigen, welche die Locomotionsorgane in den schwingenden Cilien des Eileiterflimmerepithels suchen, für die Säugethiere nicht sicher widerlegen, obwoh, unseres Erachtens die Kräfte dieser kleinen Gebilde den Widerständenl welche in der Grösse des Eies und dem Geschlossensein der Eileiterröhre gegeben sind, kaum gewachsen sein dürften.

Während nun das Eichen die eben beschriebenen äusseren Veränderungen erleidet, gehen auch in seinem Inneren nach dem Austritt aus dem Follikel Veränderungen vor sich, gleichviel ob es mit Saamen auf seinem Wege durch den Eileiter zusammengetroffen ist, oder nicht. Fassen wir zunächst das Säugethierei in's Auge, so lässt sich darüber Folgendes sagen. Der Eizelleninhalt beginnt selbstständig die Reihe derjenigen Umgestaltungen, welche bei vollständiger Durchführung mit der Vollendung des Embryos abschliessen, vermag dieselben aber ohne Mithülfe des Saamens nicht über die ersten Anfänge hinauszuführen; das unbefruchtete Eichen geht auf eine noch nicht näher beobachtete Weise zu Grunde, bevor es noch zur Anlage des Embryos selbst gekommen ist. Wir verdanken den Nachweis des spontanen, von der Befruchtung unabhängigen, wie es scheint, durch die Reife des Eies selbst bedingten Eintritts der Entwicklungsvorgänge Bischoff's [8] trefflichen Forschungen. Warum diese Bildungsthätigkeit ohne Zutritt von Saamen ihr normales Ziel nicht erreichen kann, sondern in den ersten Stadien erlischt, worin die zur Fortsetzung anregende Einwirkung des Saamens bestehe, wissen wir nicht; die schon oben berührte Frage, ob bei niederen Thieren, wenigstens unter gewissen Umständen, der Dotter doch im Stande ist, unbefruchtet den Entwicklungsprocess bis zu Ende durchzuführen, werden wir bei der Lehre von der Befruchtung noch einmal beleuchten. Die

fraglichen Umgestaltungen der Eizelle selbst wollen wir nicht hier, sondern in der Lehre von der Entwicklung, wo wir sie bis zu Ende verfolgen, im Zusammenhang erörtern, daher nur andeutungsweise so viel, dass unmittelbar vor oder nach dem Austritt des Eichens aus dem Follikel der ursprüngliche Eizellenkern, das Keimbläschen, verschwindet, bald darauf an seiner Stelle ein neuer Kern auftritt, welcher den Dotter für sich, ohne Betheiligung der Zona, als Zellensubstanz um sich attrahirt, und nun eine mit dem Namen Furchungsprocess bezeichnete Vermehrung dieser einfachen Zelle durch fortschreitende Theilung beginnt. Weiter als bis zu den ersten Stadien dieser Dotterzerklüftung pflegt das unbefruchtete Ei nicht vorzurücken, es geht zu Grunde, lange bevor dieselbe mit der Bildung einer geordneten Masse kleiner Zellen, der Bausteine des Embryos, ihr Ende erreicht hat.

[1] Pank (*Entd. einer organ. Verbindung zwischen Tuba u. Eierstock beim menschlichen Weibe bald nach der Conception*, Leipzig 1843) liess sich durch einen Sectionsbefund zu der Behauptung verleiten, dass der Uebergang des Eichens in den Eileiter durch eine regelmässige zeitweilige Verwachsung von Tuba und Eierstock mittelst organisirter Exsudate gesichert werde. In dem von ihm beobachteten Falle hatte jedenfalls eine durch Entzündung veranlasste pathologische Bildung von Pseudomembranen stattgefunden. — [2] Bei Thieren ist noch viel weniger eine Verirrung der Eichen in die Bauchhöhle beobachtet worden. Keber erzählt in seiner an Curiositäten reichen Schrift: *de spermatozoorum introitu in ovula*, Königsberg 1853, dass er bei Kaninchen fast regelmässig, wohl in 80 Fällen, die Eichen in die Bauchhöhle verirrt an der Aussenseite der Tuben oder Uterushörner haftend getroffen habe. Diese Keber'schen Eier bestehen aus einer von Bindegewebe, glatten Muskeln, reichlichen Capillaren, Fettzellen u. s. w. gebildeten äusseren Hülle, deren innere Oberfläche mit Flimmerepithel austapeziert ist, während im Centrum ihrer Höhle ein maulbeerförmiger, flimmernder, um sich selbst sich drehender Körper von Keber als Dotter beschrieben wird! So monströse Behauptungen bedürfen kaum der Kritik, so gross auch die Energie, mit welcher Keber diese Schleimhautbläschen als Eier zu vertheidigen sich bemüht hat. — [3] Vergl. Bischoff, *Entw. des Kanincheneies*, *Taf.* II—VII. — [4] Die Chalazen drehen sich während der Bebrütung allmälig auf, wozu sie in Folge der entgegengesetzten Windung sehr geneigt sind. Durch diese Aufdrehung wird es dem Dotter möglich, seinem specifischen Gewicht zu folgen und zu dem obersten Punkt der Schale aufzusteigen, um der Quelle der Brutwärme am nächsten zu sein. Ebenfalls in Folge der specifischen Gewichtsverhältnisse geschieht es, dass stets das eigentliche Eichen *E* den obersten Punkt des gelben Dotters bildet, mithin die zu seiner Entwicklung nothwendige Wärme aus erster Hand empfängt. — [5] Lehmann, *Lehrb. d. phys. Chemie*, Bd. II. pag. 311. — [6] H. Meckel, *die Bildung der für part. Furchung bestimmten Eier etc.*, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. III. pag. 420. — [7] Leuckart a. a. O. pag. 894 erklärt sich mit Meckel's Deutung der Schalenhaut des Vogeleies nicht einverstanden; sein einziger Gegengrund, einige chemische Reactionen, welche für die Gegenwart von „Chitin" in dieser Membran sprechen sollen, ist durchaus nicht stichhaltig. — [8] Bischoff, *Beweis der von der Begattung unabhängigen Reifung u. s. w.*

§. 289.

Revolution des menschlichen Weibes. Im 49.—50. Lebensjahre verliert die Frau ihre Functionsfähigkeit im Haushalt der Gattung, sie wird zur Matrone. Der Eierstock stellt seine periodische Thätigkeit ein, und damit sind alle übrigen geschlechtlichen Einrichtungen und Thätigkeiten unnütz geworden; wie die erste Menstruation das Signal der eingetretenen Geschlechtsreife war, so bezeichnet der letzte Blut-

abgang aus den Genitalien die letzte Eilösung, das Ende des Geschlechtslebens. Die Veränderungen des Organismus in dieser Revolutionsepoche sind nicht so auffallend als die der geschlechtlichen Evolutionsepoche; eine Menge in letzterer zur Ausbildung gekommener geschlechtlicher Eigenthümlichkeiten erhalten sich unverändert, auch nachdem sie werthlos geworden sind, bis zum Ende des individuellen Lebens fort. So behält das weibliche Becken seine Form, es erhalten sich die beschriebenen relativen Grössenverhältnisse der einzelnen Körperabtheilungen, der Kehlkopf behält seine kleinen Dimensionen u. s. w. Indessen giebt sich die beendete Activität doch deutlich genug besonders in den eigentlichen Geschlechtsapparaten, vor Allem den Keimdrüsen, durch eine Vernachlässigung ihrer Ernährung zu erkennen. Die Ovarien verkümmern, schrumpfen zusammen, zeigen keine hervorragenden prall gefüllten Follikel mehr, auch die im Inneren noch vorhandenen Follikelanlagen gehen bald zu Grunde. Nicht selten nimmt die Rückbildung einen pathologischen Charakter an, die Follikel verwandeln sich in Cysten, welche zuweilen eine enorme Grösse erreichen. Auch der Uterus wird kleiner, fester, seine Schleimhaut zeigt keine deutlichen Drüsen mehr; wie in den Ovarien, so treten auch im Uterus zuweilen pathologische Neubildungen, Fibroide oder Carcinome in dieser Epoche auf. Die äusseren Genitalien atrophiren ebenfalls in gewissem Grade; das Fettpolster der grossen Schamlippen schwindet, sie werden schlaff und klaffen auseinander, die Schaamhaare fallen aus, die Scheide wird bisweilen der Sitz profuserer Schleimabsonderungen, die Brüste verlieren ihre Fülle und Rundung in Folge der Schrumpfung der Milchdrüsen, wenn diese nicht durch übermässige Fettablagerung compensirt wird; auch die Brüste werden nicht selten von carcinomatösen Wucherungen ergriffen. Selbst dem Gesicht prägt sich schnell nach dem Aufhören der Zeugungsfähigkeit der Habitus der Matrone auf. In welcher Weise der Stoffwechsel Modificationen erleidet, ist noch nicht mit befriedigender Schärfe eruirt; dass für denselben der Wegfall der Zeugungsausgaben aus dem Budget nicht indifferent ist, versteht sich von selbst und spricht sich deutlich in der bekannten Erfahrung aus, dass in den klimakterischen Jahren (so bezeichnet man auch die Zeit der Revolution) häufig allgemeine „dyskratische“ Leiden auftreten, oder, wenn sie schon früher vorhanden und während des Geschlechtslebens geschlummert hatten, mit grösserer Heftigkeit wieder hervorbrechen. Besonders ist es die Tuberculose, welche in der Periode der Geschlechtsthätigkeit in Schranken gehalten, nach dem Erlöschen derselben mit verdoppelter Schnelligkeit ihre verderblichen Fortschritte macht. Dass ebenfalls häufig genug krebsige Dyskrasie sich ausbildet und mit besonderer Vorliebe in den invalid gewordenen Generationsapparaten ihren Heerd aufschlägt, wurde schon oben angedeutet.

DRITTES KAPITEL.

VOM MÄNNLICHEN GESCHLECHT.

DER SAAMEN.

§. 290.

Morphologie des Saamens. Das männliche Geschlecht wird charakterisirt durch den Besitz des Saamens, *sperma*, d. h. desjenigen specifischen Drüsensecrets, welches bei Berührung mit einem reifen Ei eines weiblichen Individuums gleicher Art und Zumischung zu dem Dotter dieses Eies unter geeigneten Verhältnissen dasselbe zur vollständigen Durchführung jener Umgestaltungen, deren Endresultat ein reifer Embryo ist, befähigt und erregt.

Der Saamen des Menschen im reinen Zustande, wie er aus dem secernirenden Hodenparenchym in die Saamenleiter übertritt, stellt eine weissliche, zähe, fadenziehende, geruchlose Flüssigkeit von hohem specifischen Gewicht, neutraler oder alkalischer Reaction dar, welche an der Luft zu einer hornartig durchscheinenden Masse vertrocknet. Der aus der Harnröhre ejaculirte Saamen verdankt einige abweichende Eigenschaften gewissen Beimengungen, welche er auf seinem Wege aus accessorischen Drüsenapparaten erhalten hat. Er sieht weniger weiss aus, ist mehr durchscheinend, reagirt stärker alkalisch und zeigt einen eigenthümlichen Geruch, welchen man gewöhnlich mit dem gefeilter Knochen- oder Hornspähne vergleicht. Unmittelbar nach der Ejaculation nimmt er eine äusserst zähe, gallertartige, klebrige Beschaffenheit an, wird jedoch einige Zeit darauf an der Luft dünnflüssiger.

Der Saamen ist keine homogene Flüssigkeit, sondern eine Emulsion zahlloser eigenthümlich geformter, beweglicher histiologischer Elemente, der Saamenfäden, in einer zähen Zwischenflüssigkeit,[1] der Saamenflüssigkeit. In dem unvermischten Hodensecret ist die Menge der Formelemente so beträchtlich, dass die Zwischenflüssigkeit nur durch chemische Agentien, welche sie verändern (coaguliren) wahrnehmbar gemacht werden kann, während der ejaculirte Saamen, durch den Zutritt von Flüssigkeit verdünnt, eine geringere relative Anzahl von Saamenfäden enthält. Bei manchen niederen Thieren soll der Saamen nur aus Saamenfäden bestehen, alle Zwischenflüssigkeit entbehren, eine Behauptung, welche indessen wohl als Uebertreibung anzusehen ist. Die weisse Farbe des Saamens rührt von den suspendirten Saamenfäden her, wie die weisse Farbe der Milch von den suspendirten durchsichtigen, stark lichtbrechenden Milchbläschen.[2]

Die Saamenfäden, Saamenkörperchen, früher fälschlich Saamenthierchen, Spermatozoen oder Spermatozoiden ge-

nannt, zeigen beim Menschen folgende Gestalt (Wagner, *Ic. Taf.* I, *Fig.* 1, Ecker, *Ic. Taf.* XXI, *Fig.* 1 und 2). Man unterscheidet an ihnen einen dickeren Theil, den Körper (Kopf) und einen langen fadenförmigen Anhang, den Faden oder Schwanz. Der Körper ist mandelförmig, so dass er auf der Fläche liegend eiförmig mit breitem stumpfen Hinterrande und schmälerer Spitze erscheint, auf dem Rande liegend dagegen ein schmales, vorn und hinten abgerundetes Stäbchen darstellt. Auf der Fläche liegend erscheint der Körper blass, matt contourirt, auf dem Rande liegend dagegen stark glänzend mit dunklen breiteren Contouren. Nach Koelliker beträgt seine Länge 0,0016—0,0024‴, seine Breite 0,0008—0,0015‴, seine Dicke 0,0005—0,0008‴. Ob dieser Körper solid oder ein mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, ist direct noch nicht entschieden; noch viel weniger lässt sich etwas von einer feineren inneren Structur sagen, so vielfach eine solche behauptet worden ist. Das einzige objectiv Wahrnehmbare ist ein sehr häufig in der Mitte der Fläche des Körpers sich zeigender heller rundlicher Fleck, ob derselbe aber der optische Ausdruck eines im Inneren enthaltenen kernartigen Gebildes, oder einer napfförmigen Vertiefung der Oberfläche sei, hat noch nicht ermittelt werden können. In früheren Zeiten hat man nicht allein diesem Fleck abenteuerliche Deutungen, bald als Saugnapf, bald als Magen des vermeintlichen Thierchens gegeben, sondern auch ausserdem von wunderbaren Organisationsverhältnissen desselben gefabelt. Der Faden oder Schwanz beginnt am Körper mit einer von letzterem abgeschnürten mässigen Anschwellung, und verjüngt sich von da nach hinten mehr und mehr, bis er in Folge seiner Feinheit sich der Wahrnehmung entzieht. Je mehr die Leistungen der Mikroskope vervollkommnet worden sind, desto länger sind die Fäden geworden, d. h. desto weiter hat man sie verfolgen können; mit unseren jetzigen Instrumenten erscheinen sie etwa 0,02‴ lang, ob wir das letzte Ende wirklich sehen, lässt sich nicht gewiss behaupten.[3]

Der Saamen behält durch die ganze Thierreihe hindurch die beschriebenen wesentlichen Merkmale, enthält überall eigenthümliche Formelemente, welche zwar sehr mannigfache Formverschiedenheiten, aber doch bei der Mehrzahl der Thiere im Allgemeinen dieselbe fadenförmige Grundform mit verdicktem Vorderende zeigen. Wir kennen keine Saamen ohne Saamenkörperchen, wobei freilich zu erwähnen ist, dass bis jetzt auch die Gegenwart solcher Formelemente das einzige charakteristische Merkmal ist, welches uns eine Flüssigkeit als Saamen zu erkennen gestattet, demnach immerhin möglich bleibt, dass bei gewissen niederen Thieren, bei welchen derartige Formelemente noch nicht nachgewiesen sind, eine davon freie Saamenflüssigkeit existirt. Jede Thierart besitzt eine ihr eigenthümliche Saamenfädenform, wenn sich auch die Abweichungen von denen anderer, besonders nahe verwandter Thierarten, oft nur auf geringe Dimensionsunterschiede des Körpers oder Schwanzes reduciren; häufig genug sind indessen die Abweichungen sehr auffallend. Die specifische Form der Saamenfäden steht offenbar in ursächlichem Zusammenhange mit der specifischen Leistungsfähigkeit

des Saamens, mit anderen Worten die Thatsache, dass der Saamen einer bestimmten Thiergattung ausschliesslich Eier derselben Gattung zu befruchten im Stande ist, und somit stets die Bildung eines neuen Individuums genau von der Beschaffenheit der Aeltern veranlasst, kann nur aus einer specifischen Eigenthümlichkeit des Saamens jeder Art, welche in der specifischen Form der Saamenfäden besteht, oder wenigstens in dieser ihren Ausdruck findet, erklärt werden. Wir können nur einen flüchtigen Blick auf den Formenreichthum der in Rede stehenden Gewebselemente werfen; die wichtigsten Formen in der Klasse der Wirbelthiere sind trefflich dargestellt von Ecker, *Ic. Taf.* XXI, *Fig.* 3—6. Die Saamenfäden der Säugethiere stimmen mit den menschlichen nahe überein, indem alle einen kurzen abgeplatteten Körper und einen mässig langen Faden besitzen. Eine auffallende Gestalt zeigt bei manchen Gattungen der Körper; so erscheint er z. B. bei der Ratte und Maus im Profil sichelförmig, indem er die Form eines flachen mit der Spitze übergebogenen Blattes mit stark hervorspringender scharfer Mittelrippe besitzt; bei dem Maulwurf ist er löffelförmig mit hakenförmig umgeschlagener Spitze des Löffels. Der Faden ist verhältnissmässig am längsten bei den Murinen; bei der Ratte misst er 0,08‴. Die Saamenfäden der Vögel zeichnen sich durch ihren langgestreckten drehrunden Körper aus, welcher entweder die Form eines geraden, vorn und hinten abgerundeten Stäbchens hat, oder nach vorn und hinten zugespitzt und flach korkzieherartig gewunden ist (Singvögel). Der Faden erreicht bei den Fringilliden eine ausserordentliche Länge, bei *Fringilla caelebs* misst er 0,17‴. Bei den Amphibien finden wir theils die eben beschriebenen zwei Formen der Vögelsaamenfäden wiederholt, so beim Frosch den geradgestreckten cylindrischen Körper, bei *Pelobates fuscus* die Korkzieherform, theils aber sehr originelle, einzig dastehende Formen. Bei den Salamandern und Tritonen[4] ist der Faden einseitig seiner ganzen Länge nach mit einem flossenartigen, glashellen membranösen Saum besetzt, welchen Leuckart als Duplicatur einer zarten, durch Wasserzusatz allenthalben abhebbaren Umhüllungshaut (Epidermis) des Saamenfadens betrachtet. Diese eigenthümliche Bildung ist erst neuerdings durch Pouchet und insbesondere Czermak richtig erkannt worden, während man früher nach Siebold das später zu beschreibende Phänomen der steten wellenförmigen Bewegung dieses Saumes irriger Weise durch einen vermeintlich zurückgebogenen und um den Körper spiralig aufgewundenen Faden hervorgebracht werden liess; neuerdings hat Siebold selbst für die Saamenfäden von *Bombinator igneus* die Gegenwart einer solchen undulirenden Membran erwiesen. Bei den Fischen treffen wir zwei Hauptformen der Saamenfäden, die der Haie, Rochen und Plagiostomen gleichen denen der Vögel, indem sie einen langgestreckten cylindrischen, zum Theil korkzieherartig gewundenen Körper haben, die der Knochenfische dagegen sind stecknadelförmig mit kugligem Körper und langen ausserordentlich feinen Fäden.

Bei den wirbellosen Thieren begegnen wir einerseits den einfachsten Formen, andererseits aber auch den eigenthümlichsten Ab-

weichungen. Zu ersteren gehören z. B. die einfachen langen, haarartigen Fäden der Hexapoden, bei welchen keine scharfe Trennung von Körper und Schwanz besteht, als ersterer nur das allmälig etwas an Dicke zunehmende eine Ende des Fadens betrachtet werden kann. Bei einer grossen Menge von Arten finden sich Bildungen, die vollkommen den gewöhnlichen Formen der Wirbelthiere entsprechen, die wir nicht näher beschreiben und registriren wollen. Dagegen scheint es uns wichtig, einigen der abweichenden Formen und gewissen dieselben betreffenden streitigen Punkten eine kurze Betrachtung zu widmen. Bei manchen niederen Thieren hat man früher allgemein die Saamenkörperchen verkannt, die Mutterzellen, aus denen sie auf später zu erörternde Weise entstehen, für sie selbst gehalten. So beschrieb Siebold früher die Saamenkörperchen der Aranaeen als kuglige oder nierenförmige kernhaltige Zellen, bis R. Wagner und Leuckart erwiesen, dass die eigentlichen Saamenkörperchen erst aus dem sogenannten Kern dieser Zellen hervorgehen, indem derselbe zu einem langen cylindrischen Körper mit kurzem haarfeinen Schwanzanhang sich umgestalte. Aehnlich verhält es sich mit den Myriapoden, bei denen das Saamenkörperchen aus dem Kern der fälschlich dafür gehaltenen Bildungszelle als federhutförmiges Körperchen hervorgeht. Vielleicht gehören hierher auch die bei den Crustaceen, insbesondere den Decapoden, sich findenden wunderbaren Gebilde, welche von Koelliker,[5] dem wir ihre sorgfältige Untersuchung verdanken, mit dem Namen Strahlenzellen belegt worden sind. Die Saamengänge dieser Thiere enthalten in grosser Anzahl zellenartige kernhaltige Gebilde mit einer verschiedenen Anzahl meist von einem Ende der Zellen ausgehender strahlenartiger Anhänge. Koelliker hat mehr als wahrscheinlich gemacht, dass auch hier die ganzen Zellen nur als Bildungszellen, als Saamenfäden aber nur die strahligen, hornartigen Anhänge aufzufassen sind. Es ist zwar, wie wir bei der Genese der Saamenfäden sehen werden, die Entwicklung und das Freiwerden jener Anhänge aus den Urzellen noch nicht mit wünschenswerther Genauigkeit erforscht, allein das Auffinden freier haarförmiger Fäden neben den Strahlenzellen in den Saamenleitern mancher Decapoden, z. B. *Dromia Rumph* (Koelliker) spricht entschieden für die aufgestellte Deutung. Ein für die Lehre von der Befruchtung bedeutungsvoller Streit hat sich über die Saamenkörperchen der Ascariden[6] erhoben. Diejenigen Gebilde, welche zuerst Nelson bei *Ascaris mystax* als solche bezeichnete, indem er zugleich ihren Eintritt in das Ei beobachtete, sind von Bischoff mit Bestimmtheit als Epithelialzellen des weiblichen Eileiters gedeutet und diese Deutung abermals vertheidigt worden, nachdem Meissner nicht allein Nelson's Beobachtungen im Wesentlichen bestätigt, sondern auch durch directe Verfolgung der Entwicklung jener fraglichen Gebilde ihre Bedeutung als Saamenkörperchen mehr als wahrscheinlich gemacht hatte. Vor Kurzem ist auch Allen Thompson mit neuen Beobachtungen auf die Seite Nelson's und Meissner's getreten, so dass ich bei unbefangener Kritik der beiderseits vorgebrachten Beweise und nach eigenen Anschauungen nicht anstehe, die

NELSON'schen Spermatozoiden als wirkliche Saamenkörperchen anzuerkennen. Wir kommen auf dieselben bei der Lehre von der Entstehung der Saamenfäden und der Befruchtung zurück; hier nur so viel, dass die in Rede stehenden Gebilde in vollkommen entwickeltem Zustande, welchen sie meist erst innerhalb des weiblichen Eileiters erreichen, als glänzende, kegelförmige Cylinderchen etwa von der Gestalt eines Bechers oder Probirgläschens erscheinen, mit einem geschlossenen rundlichen Ende und einer offenen breiteren Basis, an welcher sich regelmässig ein Häufchen feinkörniger Substanz anheftet.

[1] Ausführliche Beschreibungen und Abbildungen der Saamenfädenformen in der Thierreihe finden sich an folgenden Orten: R. WAGNER, *Fragmente zur Physiol. der Zeugung, Abhandl. der k. Bayer'schen Akad.* Bd. II. 1836; *die Genesis der Saamenthierchen*, MUELLER's *Arch.* 1836; WIEGMANN's *Arch.* 1836—1838, *Ic. phys. Taf.* I; v. SIEBOLD, *Beobachtungen über die Spermatozoen d. wirbellosen Thiere*, MUELLER's *Arch.* 1836 u. 1837; A. KOELLIKER, *Beiträge zur Kenntniss d. Geschlechtsverschiedenheiten u. d. Saamenflüss. wirbell. Thiere*, Berlin 1841, u. *die Bildung der Saamenfäden in Bläschen als allgem. Entw. ges. dargestellt*, Neuchatel 1846 (*Neue Denkschrift der Schweiz. Ges. f. Naturw.* 1847, Bd. VIII. pag. 3); R. WAGNER u. LEUCKART, Art.: *Semen* in TODD's *Cyclop. of Anat. and Phys.* Bd. IV; LEUCKART, Art.: *Zeugung*, pag. 827. — [2] KOELLIKER, *die Bildung der Saamenfäden u. s. w.* pag. 63; REICHERT, *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Saamenkörperchen bei den Nematoden*, MUELLER's *Arch.* 1847, pag. 88, hebt hervor, dass bei Ascaris und Stronchylus der Inhalt der männlichen Geschlechtsröhren ganz ausschliesslich von den Formelementen des Saamens eingenommen werde. — [3] Früher nahm man allgemein neben den eigentlichen Saamenfäden noch andere Formelemente im Saamen an. R. WAGNER beschrieb als regelmässige Bestandtheile kleine runde granulirte Kügelchen oder Bläschen unter dem Namen Saamenkörnchen, *granula seminis*, welche indessen jedenfalls nichts Anderes als sogenannte Schleimkörperchen sind, welche sich von den Schleimhäuten und schleimigen Secreten dem Saamen auf seinem Wege beimengen. Der reife Saamen enthält nur Saamenfäden; in der Keimdrüse selbst finden sich ausser ihnen noch die Entwicklungszellen derselben in verschiedenen Stadien. Bei manchen wirbellosen Thieren enthält der Saamen diese Bildungszellen selbst noch bei seinem Austritt aus den männlichen Organen; bei den Ascariden z. B. scheint die vollständige Reifung, die Ausbildung und das Freiwerden der Saamenfäden regelmässig erst innerhalb der weiblichen Leitungsorgane stattzufinden. — [4] Vergl. POUCHET, *Théorie posit. de l'ovulat. etc.* pag. 311, *Taf.* XVIII, *Fig.* 7—10; CZERMAK, *über die Saamenfäden der Salamander u. Tritonen, Ztschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. II. pag. 350; v. SIEBOLD, *über undulirende Membranen*, ebendas. pag. 356; LEUCKART a. a. O. pag. 831. — [5] KOELLIKER, *Beiträge zur Kenntniss etc.* pag. 1, und *die Bildung d. Saamenf.* pag. 26, *Taf.* III, *Fig.* 36. — [6] Vergl. REICHERT a. a. O.; NELSON, *on the reproduct. of Ascaris mystax*, *Philosoph. Magaz.* August 1851, *Philosoph. transact. for the year* 1852, Part. II, pag. 563; BISCHOFF, *Widerlegung des von* KEBER *bei den Najaden u. von* NELSON *bei den Ascariden behaupteten Eindringens d. Spermatoz. in das Ei*, Giessen 1854, pag. 22; *Bestätigung des von* NEWPORT *bei den Batrachiern etc.* Giessen 1854, pag. 9; MEISSNER, *Beobacht. über das Eindringen der Saamenelemente in den Dotter*, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI. pag. 208; BISCHOFF, *über Ei- u. Saamenbildung u. Befruchtung bei Ascaris mystax*, ebendas. pag. 377; ALLEN THOMPSON, *über die Saamenkörperchen u. Eier u. die Befruchtung von Ascaris mystax*, ebendas. Bd. VIII. pag. 425.

§. 291.

Die Bewegungen der Saamenfäden.[1] Die auffallendste Eigenthümlichkeit der Saamenfäden ist ihre Bewegungsfähigkeit, welche mit wenig Ausnahmen allen Formen derselben eigen ist; jeder Saamenfaden zeigt, so lange er sich unter geeigneten Bedingungen befindet, unter dem

Mikroskop regelmässige rhythmische Bewegungen, verschiedene Arten von Lage- und Gestaltveränderungen seiner Theile, durch welche secundär bei der Mehrzahl Ortsbewegung hervorgebracht wird. Da sich herausgestellt hat, dass diese Saamenfädenbewegungen einige Zeit nach der Entfernung des Saamens aus der Keimdrüse erlöschen, wie die Erregbarkeit des ausgeschnittenen Nerven, da ferner ermittelt worden ist, dass der Saame nur so lange befruchtungskräftig ist, als seine Formelemente sich noch bewegen, so hat man neuerdings wieder den vitalen Ursprung des Phänomens betont, und Koelliker die Bewegungsfähigkeit schlichthin als „Vitalität" der Saamenfäden bezeichnet, ein Ausdruck, welcher die Natur und Ursachen der Bewegungen nicht erklärt, sondern nur richtig ist, wenn er andeuten soll, dass die physikalischen Bedingungen derselben nur unter dem Einfluss des Lebens zu Stande kommen, von einer bestimmten durch die Lebensprocesse gebildeten und unterhaltenen Beschaffenheit der beweglichen Gebilde selbst und der Flüssigkeit abhängig sind. In früherer Zeit waren es diese Bewegungen, welche den allgemeinen Irrglauben hervorriefen und hartnäckig unterhielten, dass die Formelemente des Saamens mit willkührlichem Bewegungsvermögen begabte Thiere seien; man nannte sie daher Saamenthierchen, suchte nach thierischer Organisation in ihnen, vindicirte ihnen Urzeugung, indem man sie mit Infusionsthierchen in eine Kategorie steckte, ersann wunderbare animale Rollen für sie bei der Befruchtung, betrachtete sie wohl gar als *homunculi*, als die Embryonen der Embryonen, Alles, ohne mit nüchterner Kritik die Beweise für ihre Thiernatur sondirt zu haben. Es blieb Koelliker vorbehalten, mit einem vernichtenden Schlage allen diesen Fabeln ein Ende zu machen, den strengen Beweis zu führen, dass die Saamenfäden Gewebselemente, ihre Bewegungen ebensowenig willkührliche Actionen eines Thierorganismus sind, als die Schwingungen eines Flimmerhärchens oder die Contraction einer Muskelfaser, oder die Tänze einer Schwärmspore. Der Beweis liegt in ihrer Entstehung, wir verschieben daher die Führung desselben auf den folgenden Paragraphen.

Die Bewegungen sind verschiedener Art, ihr Modus wird ausschliesslich durch die Form der Saamenfäden bedingt, die Gestalt und Schwere der Köpfe, die Länge der Fäden u. s. w. sind die Momente, welche bestimmend einwirken. Bringen wir einen Tropfen frisch ejaculirten Saamens vom Menschen oder einem Säugethiere unter das Mikroskop, so bemerken wir ein lebhaftes regelloses Durcheinanderwimmeln der dicht gedrängten Saamenfäden, ähnlich, wie wir es beim allgemeinen Ueberblick eines Ameisenhaufens beobachten. Entlehnen wir den Saamen unmittelbar aus dem Hoden eines eben getödteten brünstigen Thieres, so sind die Bewegungen meist weniger lebhaft, wenn sie auch nicht immer gänzlich fehlen, wie Ankermann fälschlich behauptet hat. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit nur einem einzelnen Saamenfaden zu, so sehen wir, dass seine Bewegungen in rhythmischen, wellenförmigen Schlängelungen des Fadens bestehen, durch welche der Körper geradeaus vorwärts geschoben wird. Bei unbefangener Betrachtung vermissen wir an

diesen pedantisch regelmässigen Bewegungen jede Eigenthümlichkeit, welche ihnen das Gepräge der Willkührlichkeit aufdrücken könnte. Nie sieht man einen Saamenfaden in Kreisen oder Zickzacklinien umherirren, plötzlich stillstehen, umkehren, bald langsam, bald schnell wandern, sondern immer geradaus, bis ihm ein Hinderniss den Weg versperrt, immer im gleichen Tempo, wenn nicht nachweisbare retardirende oder beschleunigende Einflüsse, die wir gleich kennen lernen werden, auf ihn einwirken. Im frisch ejaculirten Saamen eines Säugethieres ist die Geschwindigkeit am grössten, und zwar legt nach Henle's Messungen ein Saamenfaden den Weg von einem Zoll in $7^1/_2$ Minuten, nach Kraemer in 9—22 Minuten zurück. Allmälig nimmt die Geschwindigkeit ab, und ebenso die Energie, so dass ein Zeitpunkt eintritt, wo die langsamen trägen Schwingungen des Fadens dem Widerstand des Körpers nicht mehr gewachsen sind, der Saamenfaden daher an Ort und Stelle bleibt, bis endlich auch die Schwingungen gänzlich erlöschen. Ueber die verschiedenen Bewegungsmodi bei den verschiedenen Formen der Saamenfäden lässt sich folgendes Allgemeine sagen. Ueberall ist der sogenannte Schwanz das active Bewegungsorgan, wo ein Faden fehlt, vermissen wir auch die Bewegung, es sind daher z. B. ebensowohl jene eigenthümlichen federhutartigen Körperchen von *Julus*, als die kleinen becherförmigen Gebilde der Ascariden unbeweglich, aber auch die Strahlenzellen der Decapoden. Ist der Faden kurz, so führt er nur pendelartige Schwingungen oder einseitige Krümmungen aus, so dass die Locomotion des ganzen Saamenkörperchens einen hüpfenden Charakter annimmt. Je länger der Faden, desto complicirter sind seine Bewegungen, sei es, dass sie in wellenförmigen Schlängelungen nach Art eines an einem Ende angestossenen Seiles bestehen, oder schraubenförmiger Natur sind, wie z. B. bei den Saamenfäden der Singvögel mit korkzieherförmigen Körpern. Bei den eigenthümlichen Saamenelementen der Salamander und Tritonen besteht die Bewegung in einem wellenförmigen Flottiren der flossenartigen Membran von solcher Geschwindigkeit, dass sie den Eindruck des Flimmerns macht.

Bevor wir an die schwierige Frage nach der Natur und den Ursachen der Saamenfädenbewegungen gehen, müssen wir uns eine Grundlage in der Betrachtung der mannigfachen Umstände, welche auf die Bewegungen der Saamenfäden irgend einen Einfluss ausüben, der erfahrungsmässig festgestellten Bedingungen, unter welchen diese Bewegungen erhalten, beeinträchtigt oder gänzlich sistirt werden, schaffen. Es ist hierüber in alten und neuen Zeiten vielfach experimentirt worden, freilich oft von gänzlich falschen Gesichtspunkten aus; manche wichtige Thatsache ist schon älteren Ursprungs; die umfassendsten, gründlichsten Untersuchungen aber sind erst ganz kürzlich von Koelliker ausgeführt worden. Die wichtigsten Thatsachen sind folgende. Setzt man zu einem Tropfen Saamen Flüssigkeiten oder Lösungen organischer oder anorganischer Substanzen, so beobachtet man entweder ein mehr weniger schnelles Erlöschen der Bewegungen, oder eine eben so lange Fortdauer derselben, als im unvermischten Saamen, oder auch eine Vermehrung der Energie, ja unter

Umständen eine Wiedererweckung der vorher von selbst, oder durch gewisse Agentien zur Ruhe gekommenen Bewegungen. Von wesentlichstem Einfluss nicht allein auf die Intensität, sondern auch die Art der Einwirkung ist die Concentration der angewandten Lösungen; es giebt, wie wir sogleich sehen werden, Stoffe, welche, in gewisser Concentration angewendet, unschädlich sind, oder sogar günstig wirken, in anderen Concentrationen die Bewegungen mehr weniger stören. Nur bei einer kleinen Anzahl der geprüften Substanzen ist die Art ihres Einflusses auf die Bewegungen ohne Weiteres erklärlich; selbstverständlich heben alle solche Stoffe die Bewegungen auf, welche entweder die Substanz der Saamenfäden nachweisbar chemisch verändern, oder die Zwischenflüssigkeit in der Art umwandeln, dass dieselbe die Bewegungen mechanisch hemmt, wie dies z. B. der Fall ist, wenn das in ihr enthaltene Eiweiss coagulirt wird. Da die Saamenfäden verschiedener Thierklassen sich nicht vollkommen gleich gegen alle Agentien verhalten, wie besonders Koelliker erwiesen, so wollen wir zunächst das für die Saamenfäden der Säugethiere Ermittelte erörtern. Reines Wasser, welches man für den indifferentesten Körper halten sollte, hebt die Bewegungen schnell und vollständig auf, augenblicklich, wenn man es auf einmal in Menge zusetzt, nach $^1/_4$—1 Minute, wenn man es allmälig zufliessen lässt; als nächste Ursache des Stillstandes zeigt sich eine eigenthümliche Gestaltveränderung, fast alle Saamenfäden bilden Oesen, indem der hintere Theil des Fadens schlingenförmig nach vorn umgebogen, oft um den vorderen spiralig aufgerollt ist, wie zuerst von v. Siebold beobachtet worden ist. Die durch Wasser zur Ruhe gebrachten Saamenfäden sind nicht, wie man bisher allgemein annahm, vollständig ihres Bewegungsvermögens beraubt, nicht „todt“, wie man sich fälschlich ausdrückte, sondern können nach Koelliker's höchst interessanter Entdeckung durch gewisse Mittel wieder in Bewegung gebracht werden. Dass auch Koelliker einen unpassenden Ausdruck gewählt hat, wenn er die durch Wasser beruhigten Saamenfäden „scheintodt“ nennt, werden wir unten zu beweisen suchen. Setzt man zu solchem mit Wasser behandelten Saamen Blutserum, Lösungen von Zucker, Eiweiss, Harnstoff zu 10, 15, 30 $^0/_0$, concentrirte Lösungen von Glycerin und Amygdalin, von phosphorsaurem Natron ($2NaO\,HO, PO_5$) zu 5—10 $^0/_0$, Kochsalz zu 1—10 $^0/_0$, Zucker mit $^1/_{1000}$ Kali, so rollen sich die zusammengebogenen Fäden wieder auf, und bewegen sich wieder lebhaft, mehr weniger lange, je nachdem die zugesetzte Lösung in der angewandten Concentration an sich den Bewegungen ungünstig oder günstig ist. Von thierischen Flüssigkeiten unterhalten alle diejenigen die Bewegungen, welche nicht durch zu geringe Concentration wie Wasser wirken, oder durch bedeutende Zähigkeit mechanische Hindernisse setzen, oder, wie die stark sauer oder stark alkalisch reagirenden, auf chemischem Wege schädlich wirken. Nimmt man Saamen aus dem Hoden mit ruhenden oder schwach beweglichen Fäden, so ruft Zusatz von Lymphe, Blutserum, Eiereiweiss, *humor vitreus* lebhafte anhaltende Bewegungen hervor. Ganz besonders günstig wirken die Secrete, welche

die physiologischen Verdünnungsmittel des Hodensecretes bilden, die Secrete der Saamenblasen, der Prostata, des Uterus masculinus und der COWPER'schen Drüsen, sicher auch die Secrete der weiblichen Leitungswege, wie aus der Thatsache hervorgeht, dass die bei der Begattung übergeführten Saamenfäden in dem Uterus oder dem Eileiter tagelang ihre Bewegungen beibehalten; der saure Vaginalschleim und das sehr zähe Secret des Uterushalses soll die Bewegungen aufheben. Speichel wirkt wie Wasser, mag er alkalisch oder sauer reagiren; er bildet Oesen und sistirt die Bewegungen; unschädlich wird er bei Vermehrung seiner Concentration durch Zusatz indifferenter organischer Stoffe. Neutraler oder schwach alkalischer, nicht zu dünner Harn stört die Bewegungen nicht merklich, wohl aber saurer Harn, auch wenn die saure Reaction von saurem phosphorsauren Natron herrührt, und stark ammoniakalischer Harn. Ebenso ist alkalische Milch unschädlich, saure schädlich; frische Galle beeinträchtigt die Bewegungen, weniger wenn man sie concentrirter macht; alkalischer Schleim, sobald er einen mittleren Zähigkeitsgrad nicht überschreitet, hindert die Bewegungen nicht. Eine grosse Anzahl indifferenter organischer Substanzen: Zucker, Harnstoff, Glycerin, Salicin, Amygdalin beeinträchtigt die Bewegungen nicht, wenn sie in Lösungen mittlerer Concentration zugesetzt werden, zu concentrirte Lösungen heben sie auf, zu verdünnte wirken wie Wasser; sind die Saamenfäden durch zu concentrirte Lösungen zur Ruhe gekommen, so stellt eine passende Verdünnung die Bewegungen wieder her. So fand KOELLIKER z. B., dass in Traubenzuckerlösungen von 30% die Saamenfäden aller Säugethiere stillstehen, in Lösungen von 15% oder 1060 specifischem Gewicht sich lebhaft bewegen, dagegen wenn das specifische Gewicht auf 1010 sinkt, unter Oesenbildung zur Ruhe kommen. Wunderbarer Weise wirken Lösungen von Gummi, Dextrin, Pflanzenschleim in hohem Grade schädlich, mögen sie verdünnt oder concentrirt angewendet werden, die Saamenfädenbewegung erlischt unter Oesenbildung wie in reinem Wasser; KOELLIKER erklärt diese auffallende Thatsache durch die nicht unwahrscheinliche, auch anderweitig gestützte Hypothese, dass die genannten Stoffe in Wasser gar keine wahren Lösungen bilden, sondern nur aufquellen, so dass bei ihrer Zusammenkunft mit Saamenfäden zunächst nur das Wasser zur Wirkung kommt. In früherer Zeit, wo man die Spermatozoen entschieden für Thiere hielt, hat man wiederholt mit narkotischen Stoffen experimentirt, in der Voraussetzung, dass dieselben ihre Bewegungen, wie alle wirklichen durch erregte Nerven bewirkte Muskelbewegungen, lähmen müssten. Man fand nun zwar, dass z. B. Opiumtinctur die Bewegungen augenblicklich aufhob, und trug sogar kein Bedenken, dies dem Opium, nicht dem Weingeist zuzuschreiben, mithin den Erfolg als Beweis für die thierische Natur der Saamenfäden zu betrachten; allein weitere Versuche haben herausgestellt, dass die Narkotica in wässeriger Lösung unschädlich sind, wenn diese Lösung nicht durch zu starke Verdünnung wie Wasser wirkt. Als schädliche organische Substanzen sind zu nennen: Alkohol, Aether, Chloroform, Kreosot, Gerbsäure,

Essigsäure, nach KOELLIKER auch die ätherischen Oele. Von besonderem Interesse ist das Verhalten der anorganischen Salze gegen die Saamenfäden, welches ebenfalls zuerst von KOELLIKER genauer erforscht worden ist. Metallsalze sind im Allgemeinen schädlich, sie hemmen die Bewegungen, wenn sie nicht in verschwindend geringer Menge, mit indifferenten concentrirten Lösungen vermengt, angewendet werden. Sublimat schadet noch, wenn nur $^1/_{10,000}$ einer Zuckerlösung zugesetzt worden ist. Alle neutralen Alkali- und Erdsalze unterhalten, wenn sie in Lösungen von bestimmter Concentration angewendet werden, die Bewegungen, oder bringen auch ruhende Saamenfäden in neue Bewegungen, eine Beobachtung, welche für phosphorsaures Natron und die kohlensauren Alkalien zuerst von MOLESCHOTT und RICCHETTI gemacht worden ist. Der günstige Concentrationsgrad ist bei verschiedenen Salzen verschieden; so wirken von den Chlor- und salpetersauren Alkalien Lösungen von 1 % am günstigsten, während in solchen von 2—3 % oder von $^1/_2$ % nur vereinzelte schwache Bewegungen bemerkbar sind; phosphorsaures und schwefelsaures Natron, schwefelsaure Magnesia und Chlorbaryum dagegen bedürfen einer Concentration von 5 %, um günstig zu wirken, während Lösungen über 10 % und unter 2 % hier absolut schädlich sind. Die kohlensauren Alkalien erregen in Lösungen von 1—3 % sehr energische, lebhafte, aber nur wenige Minuten anhaltende Bewegungen. Von allen Salzen, welche in gewissen Concentrationen günstig wirken, verhalten sich verdünntere Lösungen wie Wasser, hemmen die Bewegung unter Oesenbildung, doch so, dass dieselbe durch Zusatz stärker concentrirter Lösungen des betreffenden Salzes (oder auch concentrirter indifferenter Stoffe) wieder hervorgerufen wird. Umgekehrt lassen sich die Bewegungen, wenn sie durch zu concentrirte Lösungen sistirt worden sind, durch Verdünnung mit Wasser wieder erwecken. Mineralsäuren wirken in hohem Grade ungünstig auf die Saamenfäden, Salzsäure z. B. noch, wenn sie zu $^1/_{5200}$ einer günstigen Zuckerlösung zugesetzt wurde. Ebenso sind die sauren Salze schädliche Agentien. Dagegen sind die kaustischen Alkalien wahre und kräftige Erreger nach KOELLIKER's Entdeckung, indem sie zur Ruhe gekommene, durch kein anderes Mittel mehr erweckbare Saamenfäden wieder in die lebhafteste Bewegung bringen. Setzt man reine Alkalilösungen zu Saamen, so dauert diese wiedererweckte Bewegung nur äusserst kurze Zeit, um so kürzer, je concentrirter die Lösung, da die erregende Wirkung derselben mit einer chemischen Zersetzung der Saamenfädensubstanz Hand in Hand geht. KOELLIKER giebt an, dass die Erscheinung bei 1—5 % Lösungen am besten zu beobachten ist, doch auch 40—50 % Lösungen oft noch sehr schön wirken; am lebhaftesten sind die wiedererweckten Bewegungen, wenn sie vorher in günstigen Lösungen indifferenter Stoffe zur Ruhe gekommen sind, doch werden sie auch dann noch durch kaustische Alkalien neu erregt, wenn sie durch zu concentrirte Salzlösungen, nicht aber, wenn sie durch Wasser sistirt waren. Setzt man Aetzkali in äusserst geringen Mengen ($^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$) zu günstigen Zuckerlösungen, so erhält man eine Flüssigkeit, in welcher

die Saamenfädenbewegungen sich ausserordentlich lange und lebhaft erhalten, länger als in der gleichen Zuckerlösung ohne Kali. Natron und Ammoniak verhalten sich in jeder Beziehung wie Kali. Dies sind die wichtigsten die Saamenfäden der Säugethiere betreffenden Thatsachen. Was die übrigen Thiere anlangt, so hat KOELLIKER mit den Saamenfäden einzelner Repräsentanten der Vögel, Amphibien und Fische vergleichende Versuche angestellt und gefunden, dass die der Vögel fast vollkommen mit denen der Säugethiere übereinstimmen, die der Amphibien (Frosch) und Fische dagegen sich dadurch unterscheiden, dass die günstigen Concentrationsgrade der Salze weit niedriger liegen, Wasser daher auch weit weniger schädlich einwirkt, als bei den Säugethieren.

Wir wenden uns nun zur Erörterung der äusserst difficilen Frage nach der Natur dieser Bewegungen, nach den Kräften, welche sie hervorbringen, nach der Quelle dieser Kräfte und dem Wesen der eben beschriebenen förderlichen und hinderlichen Wirkungen äusserer Agentien. Endgültige, exacte Antworten sind leider noch unmöglich; sehen wir, wie weit wir mit gerechtfertigten Vermuthungen in die Räthsel des wunderbaren Phänomens eindringen können. Die Möglichkeit, dass die Bewegungen thierischer Natur, d. h. willkührliche Actionen thierischer Individuen seien, ist für alle Zeiten aus dem Bereich dieser Betrachtungen gestrichen; als Basis aller Erörterungen dient jetzt der feststehende Satz, dass die Saamenfäden Gewebselemente sind, wie die Muskelfasern, oder die ihnen noch näher stehenden Cilien des Flimmerepithels. Ich[2] habe mich bei einer früheren Gelegenheit bemüht, die Anschauung zu rechtfertigen, dass die Saamenfädenbewegung ein thierisch-physikalisches Phänomen sei, höchst wahrscheinlich bedingt durch irgend eine physikalische Wechselwirkung zwischen den genannten Elementen und der sie umgebenden Flüssigkeit, ohne indessen zu wagen, irgend einen bestimmten physikalischen Process als Ursache zu behaupten. ANKERMANN dagegen ist weiter gegangen, indem er durch seine Versuche zu der Ueberzeugung gekommen ist, dass es endosmotische Strömungen seien, von welchen diese Bewegungen hervorgebracht werden. Eine andere Ansicht vertrat LEUCKART, insofern er nicht eine Wechselwirkung mit dem äusseren Medium als Ursache, sondern die Bewegungen als „selbstständige", d. h. als ihre Bedingung eine von einer bestimmten chemischen Constitution abhängige Umsetzung in der Substanz der Saamenfäden ansah. Seit jener Zeit ist durch KOELLIKER's gründliche Versuche das Material, dessen Interpretation zu der gesuchten Erklärung führen muss, wesentlich verbessert und vermehrt worden. KOELLIKER selbst hat mit vielem Scharfsinn die Resultate seiner Versuche zu verwerthen gesucht, allein mehr zur Widerlegung insbesondere der ANKERMANN'schen Ansicht, als zur Aufstellung einer neuen besser gestützten Hypothese. Seine Ansicht stimmt im Wesentlichen mit der LEUCKART'schen überein, indem auch er „chemische Umsetzungen in der Substanz der Saamenfäden, durch welche vielleicht elektrische Kräfte erweckt werden," als letzte Ursache der Bewegungen vermuthet. Wunderbarer Weise glaubt KOELLIKER mit dieser Ansicht in vollstem Gegensatz

zu denen, welche das Phänomen als ein physikalisches betrachten, d. h. zu Ankermann und mir, zu stehen, und drückt diesen Gegensatz dadurch aus, dass er die Bewegungen der Saamenfäden als „vitale“ bezeichnet, als ob es irgend eine Lebenserscheinung gäbe, die nicht physikalisch oder chemisch wäre, als ob die Contraction einer Muskelfaser, oder die Schwingung eines Flimmerhaares, selbst wenn sie nur durch innere Ursachen zu Stande käme, nicht auch ein physikalisches Phänomen wäre, als ob mit dem Ausdruck physikalisch nothwendig die Entstehung der Bewegung durch von aussen einwirkende physikalische Kräfte bezeichnet wäre. Wir wollen nicht über die Anwendbarkeit des Ausdruckes „vital“ überhaupt rechten, selbst nicht über die Definition, die Koelliker davon giebt; als Gegensatz zu physikalisch ist er aber sicher nicht am Platze. Wenn Koelliker als Ursache der Bewegung durch chemische Umsetzung geweckte elektrische Kräfte vermuthet, so giebt er selbst eine physikalische Erklärung; wenn eine Muskelfaser auf Reizung ihres Nerven sich contrahirt, so nenne ich dies ein physikalisches Phänomen, weil ich mir die Einwirkung des Nerven als in einem physikalischen Agens bestehend denke. Wenn Koelliker mit der Bezeichnung physikalisch jedesmal die Vorstellung einer von aussen kommenden physikalischen Einwirkung verbindet, so ist die Contraction der Muskelfaser erst recht physikalisch, da sie niemals selbstständig durch selbstständige innere Umsetzungen, sondern ausnahmslos durch äussere physikalische Kräfte, mögen diese von dem elektromotorisch wirksamen Nerven ausgehen, oder in irgend welchem äusseren, direct auf den Muskel applicirten Reiz bestehen, zu Stande kommt. Doch genug von dieser Polemik über die allgemeine Bezeichnung; wir mögen dieselbe wählen, wie wir wollen, es handelt sich darum, zu entscheiden, nicht ob die Bewegung vital oder physikalisch ist, sondern ob die Ursache der Bewegung in irgend einer äusseren Einwirkung auf die Saamenfäden, also z. B. in den von Ankermann behaupteten endosmotischen Strömen, besteht, oder ob, wie Leuckart und Koelliker meinen, die Quelle der Bewegungskräfte in den Fäden selbst liegt. Meines Erachtens ist keine von beiden Ansichten auch bei dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntniss unzweifelhaft zu erweisen oder zu widerlegen; Koelliker hat weder jede Aussicht abgeschnitten, die Bewegung von äusseren Momenten abzuleiten, noch einen völlig entscheidenden Beweis für die innere Entstehung der Bewegungskräfte und die specielle Art, wie er sich dieselbe vorstellt, beigebracht. Ich bin durch Koelliker's scharfsinnige Erörterung vollkommen überzeugt worden, dass Ankermann's Hypothese auf die gewichtigsten Widersprüche in einer Menge der von Koelliker ermittelten Thatsachen stösst, obwohl mir nicht alle von ihm gegen die Entstehung der Bewegung durch Endosmose vorgebrachten Einwände stichhaltig und entscheidend dünken. Die erste Bedingung der Endosmose, die Zusammensetzung der Saamenfäden aus einer äusseren Membran und einem flüssigen Inhalt ist zwar nicht direct erwiesen, allein erstens ist sie, wie Koelliker selbst zugiebt, nach der Entstehungsweise der Saamenfäden nicht unwahrscheinlich, zweitens dürfte die Annahme einer äusseren Membran auch mit Koel-

LIKER's Erklärung der Einwirkungen jener verschiedenen Lösungen nicht unvereinbar sein. Der Umstand, dass auch im reinen Sperma oft bewegliche Saamenfäden angetroffen werden, soll darum ein schlagender Einwand gegen ANKERMANN sein, weil im reinen Sperma an eine durch Endosmose auszugleichende Differenz zwischen innerer und äusserer Flüssigkeit nicht zu denken sei. Die Unmöglichkeit einer solchen Differenz leuchtet mir nicht ein; die Saamenfäden gelangen bei ihrer Befreiung aus den Bildungszellen, in welchen sie unbeweglich sind, in eine äussere Flüssigkeit, in deren Constitution recht wohl Bedingungen für einen endosmotischen Verkehr denkbar sind; auch lässt sich denken, dass diese Bedingungen längere Zeit unterhalten werden, da wahrscheinlich die Wände der Saamenleiter und Saamenblasen dem Saamen auf seinem Wege immer neue Flüssigkeit zuführen. Weiter wendet KOELLIKER ein, dass die von ihm für die verschiedenen Stoffe gefundenen günstigen und ungünstigen Concentrationsgrade der zugesetzten Lösungen nicht immer den in ANKERMANN's Sinne vorauszusetzenden Verhältnissen entsprechen, dass die günstigen Concentrationsgrade meist zwischen 1—10 % liegen, die Saamenfäden selbst aber eine Lösung von etwa gleicher Concentration (7—10 % fester Bestandtheile enthalten) dass insbesondere Wasser, welches den lebhaftesten endosmotischen Strom bedingen sollte, die Bewegungen am schnellsten aufhebt. Es liesse sich zwar im Allgemeinen auch hiergegen erinnern, dass die Intensität endosmotischer Strömungen nicht blos von der Concentration der äusseren und inneren Flüssigkeit, sondern, worauf KOELLIKER selbst später sich stützt, in hohem Grade von der Natur der innen und aussen gelösten Stoffe abhängt, dass ferner die endosmotische Einwirkung des reinen Wassers zu kräftig sei, so dass sie statt fortgesetzter Bewegung sogleich Oesenbildung bewirkt; allein ich bin weit entfernt, einen vollen Einklang der KOELLIKERschen Thatsachen mit den endosmotischen Verhältnissen behaupten und erweisen zu wollen. Der gewichtigste Einwand ist offenbar der, dass kaustische Alkalien, gleichviel in welcher Concentration sie einwirken, heftige Erreger der Bewegung sind; geschähe diese Erregung blos durch Einleitung eines endosmotischen oder exosmotischen Stromes, so müsste der Grad der Wirkung in einem bestimmten gesetzmässigen Verhältniss zum Concentrationsgrad stehen, was nicht der Fall ist. Endlich bemerkt KOELLIKER mit vollem Recht, dass mit der Annahme der Endosmose als Ursache der Bewegung durchaus noch keine Erklärung gegeben sei, in welcher Weise dieselbe die eigenthümlichen Schlängelungen der Fäden hervorbringen könne. Man könnte zwar NAEGELI's[3] geistreiche Erklärung der Schwärmsporenbewegungen aus zwei entgegengesetzt gerichteten endosmotischen Strömchen als Anhaltepunkt benutzen, allein die Annahme von ungleich über die Oberfläche der Saamenfäden vertheilten endosmotischen Strömen ist in keiner Weise erweisbar, wird durch keinen Umstand gerechtfertigt.

Wenn wir somit zugeben, dass ANKERMANN's Hypothese nichts weniger als erwiesen ist, so wollen wir nun auf der anderen Seite untersuchen, welche Beweise KOELLIKER für die selbstständige Natur, für die

innere Quelle der Bewegungen beibringt. Diese Beweise sind nur negativer Art; weil er die Annahme der Endosmose widerlegt zu haben glaubt, und keine andere Art äusserer Einwirkung (Imbibition, Chemismus) als Ursache der Bewegung ihm denkbar erscheint, behauptet er, dass nichts Anderes übrig bleibe, als die Quelle der Bewegungen in die Saamenfäden selbst zu verlegen. Nach seiner Ueberzeugung ist die Substanz der reifen Saamenfäden von der Beschaffenheit, dass sie in sich selbst die Bedingungen zu fortwährenden chemischen Umsetzungen enthält, welche, wie schon erwähnt, mittelbar vielleicht durch erregte elektrische Kräfte die Bewegungen hervorbringen. Da diese chemischen Umsetzungen nicht ohne Stoffverbrauch denkbar sind, ist zur Erklärung der Fortdauer der Bewegungen eine Ersatzzufuhr anzunehmen, und diese liefern nach Koelliker die Körper der Saamenfäden, welche als Reservoirs für die Fäden dienen. Diese Theorie enthält viele Hypothesen auf einmal, von denen keine erwiesen, mehrere nicht ohne Bedenken sind. Es ist eine willkührliche Annahme, dass die Substanz der Saamenfäden von der Art sei, dass sie nothwendig fortwährend eigene Zersetzung bedinge; das Wenige, was direct über die chemische Constitution derselben ermittelt ist, gewährt dieser Annahme keine Stütze. Wenn Koelliker ferner behauptet, es sei in keiner Weise denkbar, wie Endosmose die fraglichen Bewegungen erzeugen könne, so müssen wir behaupten, dass noch weit weniger denkbar ist, wie die chemische Umsetzung dieselbe hervorbringen soll; das Räthsel wird um nichts erleichtert durch Koelliker's ebenfalls ohne alle Stütze dastehende Annahme elektrischer Ströme als Vermittler; es ist weder klar, wie und welche elektrische Ströme die Zersetzung erregt, noch wie diese Ströme die Schlängelungen der Saamenfäden in's Werk setzen. An eine Analogie mit Muskelfasern ist nicht zu denken; die Muskeln erleiden zwar eine Zersetzung bei der Thätigkeit, aber so viel wir wissen, ist diese Zersetzung nicht spontan, nicht die primäre Bedingung einer Contraction. Endlich ist auch Koelliker's Vermuthung über den Ersatz des durch die Bewegung verursachten Stoffverbrauches, über eine Ernährung der Fäden von den Körpern aus nicht unbedenklich, der Vergleich mit dem Verhältniss der Flimmerzellen zu den Wimperhaaren nicht stichhaltig. Der Körper der Saamenfäden ist eben keine Zelle, seine Substanz wahrscheinlich dieselbe, wie die der Fäden, folglich denselben Zersetzungen unterworfen. Kurz, wir glauben Koelliker und seinen hohen Verdiensten um das thatsächliche Material kein Unrecht zu thun, wenn wir denselben Skepticismus bei der Beurtheilung seiner hypothetischen Erklärung anwenden, mit welchem er gegen Ankermann's Hypothese verfahren ist; es ist seine Anschauung von der Ursache der Saamenfädenbewegung in keinem Punkte erwiesen, und erklärt auch nicht ohne Weiteres das Phänomen. Die Resultate der Versuche bringt Koelliker auf folgende Weise mit seiner Theorie in Einklang: Die Bewegungen müssen nach ihm in allen Lösungen auftreten, welche nicht chemisch die Fäden zerstören, sie nicht wesentlich alteriren, oder durch bewirkte Quellung oder Wasserentziehung auf ihre moleculare Zusammensetzung einwirken, oder zu dick

und zu zähe sind. Die Unterschiede, welche sich in den nöthigen Concentrationsgraden der verschiedenen Salzlösungen zeigen, erklärt er aus den verschiedenen Imbibitionsverhältnissen, welche er ausführlich beleuchtet. Zu concentrirte Lösungen schaden, weil entweder die eindringenden concentrirten Lösungen die moleculare Zusammensetzung der Fäden ändern, sie schrumpfen machen, oder die zu grosse Zähigkeit die Bewegungen hindert; die nachträgliche Verdünnung hebt diese schädlichen Einflüsse durch Wiederausziehen der eingedrungenen concentrirten Lösung, oder durch Verminderung der Zähigkeit auf. Das dadurch bedingte Wiedererwachen der Bewegung ist nach Koelliker ein Beweis für die „grosse Tenacität des Lebens der Saamenfäden". Entsprechend erklärt er die Schädlichkeit des Wassers aus Imbibitionsverhältnissen; das eindringende Wasser bringt die Substanz der Fäden zum Aufquellen und ändert dadurch den zur Bewegung nothwendigen Molecularzustand. Schwierigkeiten bietet ihm die erregende Wirkung der kaustischen und kohlensauren Alkalien; es beruht dieselbe nach ihm auf einer „chemischen Einwirkung", indem sie irgend einen Bestandtheil der Saamenfäden verflüssigen, dadurch die Substanz derselben lockerer und aufquellen machen, so dass die Molecüle lebhafter auf einander wirken können. Eine solche unbestimmte, mit keiner exacten erweisbaren Vorstellung zu verknüpfende Vermuthung kann unmöglich als eine Erklärung gelten. Die Uebereinstimmung der Saamenfäden mit den Wimperhaaren, deren Bewegungen nach Virchow's[4] Entdeckung ebenfalls durch Kali erweckt werden können, ist höchst interessant, hilft aber nichts zum Verständniss, da über die Natur der Wimperbewegung dasselbe Dunkel herrscht. Noch weniger aber ist die von Koelliker zwischen Saamenfäden und Nerven in Bezug auf ihr Verhalten gegen ätzende Alkalien als Reize gezogene Parallele am Platze, so lange nicht ein *tertium comparationis* zwischen der Bewegung der Saamenfäden und dem Molecularvorgang in der erregten Nervenfaser bestimmt nachgewiesen ist. Koelliker sucht die Aehnlichkeit der Wirkung des Kalis auf die Nerven darin, dass es dieselben ebenfalls durch Aufquellen der Achsencylinder errege, eine Annahme, welche für Koelliker schwer erweisbar sein dürfte. Wir haben indessen dieser kritischen Betrachtung bereits einen übergrossen Raum gewidmet. Das Resumé derselben lautet unerfreulich genug. Die Ursache der eigenthümlichen Bewegungen, welche die Saamenfäden unter günstigen äusseren Bedingungen zeigen und längere Zeit unterhalten, ist noch völlig unbekannt; es ist noch nicht einmal über alle Zweifel erhoben, wo die Quelle der bewegenden Kräfte zu suchen ist. Sind wir auch weit entfernt, die Möglichkeit einer inneren Quelle derselben zu läugnen, geben wir selbst zu, dass viele der von Koelliker erforschten Thatsachen derselben das Wort reden, so fehlt es doch noch an einem entscheidenden Beweis dafür, ja es dürften auch auf der anderen Seite Umstände namhaft zu machen sein, welche mehr für eine äussere Quelle der Bewegungen sprechen. Es bleibt eine auffallende Thatsache, dass die Saamenfäden in ihrer unverdünnten Mutterflüssigkeit so wenig beweglich sind, obwohl durchaus nicht erwiesen ist, dass diese

Flüssigkeit concentrirter ist, als manche als günstig erwiesene Lösung indifferenter Substanzen. Man sollte erwarten, dass gerade im Hoden, wenn die Quelle der Kräfte wirklich in der chemischen Constitution der Fäden selbst liegt, diese Kräfte am intensivsten, die Bewegungen am lebhaftesten seien. KOELLIKER's Beobachtungen über die häufigen Bewegungen im reinen Sperma beziehen sich auf Saamen, welcher aus dem Ende des Nebenhodens oder dem Saamenleiter entlehnt war, also von Orten, welche bereits Zuthaten zu der Saamenflüssigkeit und damit Momente, welche vielleicht auf die Saamenfäden bewegungserregend wirken, zu liefern im Stande sind. Eine Erklärung des Phänomens bleibt künftigen Forschungen vorbehalten.

[1] Die wichtigsten Arbeiten über die Bewegungen der Saamenfäden sind folgende: DONNÉ, *nouv. expér. sur les animalc. sperm.*, Paris 1837; *Cours de microscopie etc.* Paris 1845, pag. 290; KRAEMER, *observ. microscop. et exper. de motu spermatozoorum, Inaug.-Dissert.* Göttingen 1842; QUATREFAGES, *Ann. des scienc. nat.* 1850, Tome XIII. pag. 111; R. WAGNER, *Lehrb. d. Phys.* 3. Aufl. pag. 19; LEUCKART a. a. O. pag. 822; ANKERMANN, *de motu et evolut. filor. sperm. ranarum*, *Inaug.-Diss.* Königsberg 1854; MOLESCHOTT und RICCHETTI, *über ein Hülfsmittel, ruhende Saamenfäden zur Bewegung zu bringen*, *Wien. med. Wochenschr.* 1855, No. 18; *Compt. rend.* 26. Mars 1855; KOELLIKER, *Beiträge zur Kenntniss der Saamenfäden etc.* pag. 66; *Ueber die Vitalität u. d. Entw. d. Saamenfäden*, *Verh. d. Würzb. Ges.* 1855; *physiol. Studien über die Saamenflüssigkeit*, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VII. pag. 201, — [2] FUNKE, *Fortsetzung von* GUENTHER's *Lehrb. d. Phys.* II. Bd. pag. 1022. Was in KOELLIKER den Gedanken erregt haben mag, ich hätte wahrscheinlich noch keine ächten Saamenfädenbewegungen gesehen, weiss ich nicht; ich darf versichern, dass ich dieselben hinreichend oft studirt hatte, um mir ein Urtheil zu erlauben. Auch kann ich hinzufügen, dass ich den erregenden Einfluss der Alkalien auf dieselben lange vor KOELLIKER's Mittheilungen seiner Beobachtungen gesehen habe, indem ich unmittelbar nach VIRCHOW's Entdeckung der erregenden Wirkung der Alkalien auf die Flimmerbewegung den naheliegenden Versuch mit Kaninchensaamen anstellte und die Erwartung bestätigt fand. — [3] NAEGELI, *Gattungen einzelliger Algen, phys. u. system. beh.*, Zürich 1849; v. SIEBOLD, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. I. pag. 285. Nach NAEGELI entstehen die eigenthümlichen „schwärmenden" Bewegungen jener Wimpersporen dadurch, dass an dem vorderen wimpertragenden Ende der Zelle ein endosmotischer Strom in die Zelle eindringt, während am entgegengesetzten hinteren Ende ein exosmotischer Strom die Zelle verlässt. — [4] VIRCHOW, *über die Erregbarkeit der Flimmerzellen*, *Arch. f. path. Anat.* Bd. VI. pag. 133.

§. 292.

Genese des Saamens. Die Secretionsorgane des Saamens, die männlichen Keimdrüsen, Hoden, sind bei dem Menschen und den höheren Thieren nach einem anderen Typus, als die weiblichen Keimdrüsen gebaut, insofern die Drüsenelemente nicht geschlossene Follikel, sondern lange Röhrchen mit blindem Ende darstellen. Der Hoden (ECKER, *Ic. Taf.* IX, *Fig.* 8) wird durch eine Anzahl bindegewebiger Scheidewände, welche von dem sogenannten *corpus Highmori*, einem dicken, nach innen vorspringenden Wulst längs seiner hinteren Wand, nach allen Seiten zur *tunica albuginea* ausgespannt sind, in eine Anzahl konisch gestalteter Fächer eingetheilt. Jedes solche Fach ist von einem knäuelartig zusammengewickelten Saamenkanälchen, *canaliculus seminiferus*, erfüllt. Diese Knäuel oder Hodenläppchen sind von kegel-

förmiger oder pyramidaler Gestalt, ihre Spitzen gegen das *corpus Highmori* gerichtet, ihre Basen gegen die äussere Oberfläche, an welcher sie gegeneinander abgeplattet durch polygonale Begränzungslinien sich markiren. Entwirrt man den Knäuel eines Läppchens, so sieht man, dass jedes Saamenkanälchen in der Spitze des Läppchens als einfaches Röhrchen beginnt, im Verlauf gegen die Oberfläche sich mehrfach dichotomisch theilt, die Aeste theils blind endigen, theils schlingenförmig umbiegen, theils mit benachbarten Anastomosen bilden. Die einfachen stärkeren Anfangsstückchen der Kanäle treten als sogenannte *ductuli recti* in das *corpus Highmori* ein, und lösen sich hier in das sogenannte Hodennetz, *rete vasculosum*, auf; d. h. der Highmor'sche Körper selbst besteht (ähnlich wie die Rindenschicht der Lymphdrüsen, oder die unten zu beschreibenden *corpora cavernosa*) aus einem Netzwerk mannigfach sich durchkreuzender Balken und Bälkchen, dessen Maschen, wie die Poren eines Schwammes, ein Lacunensystem von zahlreichen unter einander communicirenden polygonalen Hohlräumen bilden. Diese Poren bilden die Fortsetzungen der *ductuli recti*, welche nicht selbst als gesonderte Kanäle in das *corpus Highmori* eintreten; nur ihr Epithel setzt sich continuirlich in dasselbe fort, und überzieht die Wände der Lücken. In dem oberen äusseren Theile des Highmor'schen Körpers mündet dieses Lückensystem wieder in eine Anzahl ausführender Kanäle, die *vasa efferentia testis*, welche in den Nebenhoden eintreten und dessen Kopf bilden, indem jedes für sich zu einem konischen Knäuel verschlungen, einen sogenannten *conus vasculosus* darstellt. Im Körper des Nebenhodens fliessen die geschlängelten, vielfach durcheinander gewundenen Fortsetzungen der *vasa efferentia* allmälig zu einem einzigen Kanal zusammen, welcher, Anfangs ebenfalls geschlängelt verlaufend, den Schwanz des Nebenhodens bildet, endlich aber in das dicke, gerade *vas deferens*, den Ausführungsgang der Keimdrüse, übergeht.

Ein Saamenkanälchen (Ecker, *Ic. Taf.* IX, *Fig.* 9) des Hodens zeigt unter dem Mikroskop eine aus undeutlich faserigem Bindegewebe mit unentwickelten elastischen Elementen bestehende äussere Wand, welche nach Koelliker nach innen zu durch eine glashelle structurlose *membrana propria* abgegränzt wird. Die Innenfläche derselben ist austapeziert von einem Epithel, welches aus einer einfachen Lage polygonaler Zellen mit undeutlicher Membran besteht. Im menschlichen Hoden ist vor dem Eintritt der Pubertät das Lumen des Saamenröhrchens mit kleinen hellen Zellen erfüllt, welche sich von den wandständigen, als Epithel gedeuteten nicht wesentlich unterscheiden. Später dagegen beim Eintritt der Geschlechtsreife erleiden diese Drüsenzellen eigenthümliche Veränderungen, durch welche aus ihnen der Saamen mit seinen Formelementen auf sogleich näher zu erörternde Weise hervorgeht.

Im Nebenhoden verdickt sich allmälig die Wand der als Fortsetzungen der Hodenröhrchen zu betrachtenden *vasa efferentia*, es tritt eine doppelte Lage von Muskeln, aus circulär und longitudinal geordneten Faserzellen bestehend, auf, welche sich im *vas deferens* durch Hinzutritt neuer Lagen zu einer dicken Muskelhaut verstärkt. Die ur-

sprünglich einfache Epithellage ist im Saamenleiter durch eine Schleimhaut ersetzt, welche aus einer bindegewebigen, reichlich mit elastischen Netzen und Blutgefässen versorgten Grundlage und einem Pflasterepithelüberzug besteht. Vermöge dieser Schleimhaut ist das *vas deferens* nicht blos Saamenleiter, sondern zugleich Secretionsorgan, bestimmt dem unverdünnten Hodensecret eine Flüssigkeit beizumengen, von deren Natur und Nutzen alsbald die Rede sein wird. Es spricht sich diese Function des *vas deferens* besonders deutlich in den Anstalten aus, welche beim Menschen und in noch höherem Grade bei manchen Thieren zur Herstellung einer Oberflächenvergrösserung der absondernden Schleimhaut getroffen sind. Solche Anstalten stellen die Saamenblasen vor, welche im Grunde nur verzweigte Ausbuchtungen des unteren Saamenleiterendes sind, noch auffallender das von E. H. Weber beim Pferde beschriebene sogenannte Drüsenende des *vas deferens*. Es schwillt letzteres ohnweit seines unteren Endes plötzlich zu einem 8″ langen, 7—9‴ dicken Cylinder an, in dessen Achse der eigentliche enge Kanal in unveränderter Weite fortläuft, dessen Wand aber, wie Weber durch Injectionen erwiesen, zahllose traubige Ausbuchtungen des Kanals enthält. Jeder Querschnitt durch dieses Drüsenende zeigt radial zum mittleren Kanal gestellte dreieckige Drüsenläppchen; jedes solche Läppchen enthält einen dreieckigen Hohlraum, welcher mit seiner Spitze in den Kanal mündet, seine Basis nach der Peripherie kehrt, und hier sich weiter in secundäre dreieckige Ausbuchtungen theilt. Andeutungen dieser Bildung fand Weber auch an injicirten menschlichen Saamenleitern.

Die männlichen Keimdrüsen sind durch die ganze Thierreihe mit äusserst wenigen Ausnahmen nach demselben Typus, wie die menschlichen gebaut, stellen überall einfache oder verzweigte Schläuche dar, welche in ihrem Inneren den Saamen aus Zellen bilden, und sich continuirlich in die als Ausführungsgänge dienenden Kanäle fortsetzen. Form, Grösse und Anordnung dieser Schläuche zeigen mannigfache Verschiedenheiten, über welche die vergleichende Anatomie ausführlich zu berichten hat. Eine jener Ausnahmen findet sich bei den überhaupt in vielfacher Beziehung abweichenden Cyklostomen, bei welchen sich folliculöse Hoden finden, und der in geschlossenen Follikeln gebildete Saamen durch Platzen derselben entleert, in die freie Bauchhöhle ergossen wird, aus welcher er durch die äussere Geschlechtsöffnung nach aussen gelangt. Bei den wirbellosen Thieren sind die Hoden durchschnittlich einfacher, als bei den Wirbelthieren gebaut, bestehen bei manchen, wie bei den Nematoden, aus einem einfachen unverzweigten Kanal, bei anderen aus einer Anzahl kürzerer Schläuche oder Säcke, welche in den gemeinschaftlichen Ausführungsgang einmünden. Von höchstem Interesse ist, dass bei einer grossen Anzahl niederer Thiere die männlichen Keimdrüsen vollkommen gleiche Form und Structur, wie die weiblichen haben, so dass sie nur an ihrem Inhalt zu unterscheiden sind, und oft auch an diesem nur, wenn er ganz reif ist, indem die jungen Eier vollständig den männlichen Drüsenzellen, aus welchen die Saamenfäden entstehen, gleichen. Bei manchen Thieren, z. B. den Arthropoden,

treffen wir gleichen Bau von Hoden und Ovarien, aber verschiedene Grösse oder verschiedene Zahl der Schläuche, und zwar in der Regel die Ovarien grösser, weil die Bildung der Eier mehr Raum als die Saamensecretion beansprucht. Bei den hermaphroditischen Gasteropoden sind ebenfalls Ovarien und Hoden gleich gebaut, aber auf merkwürdige Weise in der sogenannten Zwitterdrüse verbunden, indem die männlichen Schläuche in den weiblichen stecken, von letzteren wie von Handschuhfingern umfasst werden. Wir müssen uns hier auf diese oberflächlichen Andeutungen beschränken, und auch in Betreff der mannigfachen Anhangsgebilde der Saamenleiter, welche Analoga der menschlichen Saamenblasen sind, theils als Receptacula des reifen Saamens, theils als Secretionsorgane fungiren, auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie verweisen.

Wir gehen zur Darstellung der Genese des Saamens über.[2] Die Saamenfäden entstehen in den Drüsenzellen der Hodenkanälchen aus endogen in denselben gebildeten Bläschen, höchst wahrscheinlich im Wesentlichen auf gleiche Weise bei allen Thieren. Die gründlichen umfassenden Untersuchungen Koelliker's sind es, welchen wir die Erkenntniss der Entwicklung dieser Gewebselemente fast ausschliesslich verdanken; er hat überhaupt zuerst die Grundzüge derselben durch Beobachtung festgestellt, zuerst die Einheit des Entwicklungsgesetzes bei allen Thieren erwiesen. Freilich müssen wir auch hier vorausschicken, dass wir es noch nicht mit einer völlig abgeschlossenen Lehre zu thun haben, indem einerseits gewisse Punkte des objectiven Thatbestandes noch unsicher sind, andererseits die Interpretation der Thatsachen in gewissen Beziehungen noch Gegenstand der Discussion ist. Die Beobachtung selbst, die directe Verfolgung des fraglichen Entwicklungsvorganges durch alle seine Stadien ist, wie Jeder, welcher sich damit beschäftigt hat, weiss, mit so vielen Schwierigkeiten verknüpft, dass es selbst nicht Wunder nehmen kann, wenn sogar Koelliker, trotz seiner umfassenden mühsamen Forschungen, auf welche hin er früher ein bestimmtes Entwicklungsgesetz aussprach, ganz neuerdings einen wesentlichen Punkt desselben auf neue Beobachtungen hin widerruft, jetzt dieselben Bläschen durch Auswachsen zu Saamenfäden sich umgestalten lässt, in welchen sie nach seiner früheren Ansicht endogen sich niederschlagen sollten.

Nachdem bereits früher Andeutungen der wahren Bildungsweise der Saamenfäden in einzelnen Beobachtungen zu Tage gekommen waren, Manche, wie R. Wagner, bereits die Entstehung in Zellen beobachtet hatten, Koelliker selbst in seiner ersten Arbeit (Beiträge u. s. w.) für manche Thiere die Entstehung der Fäden in Bläschen erwiesen, für andere dagegen mehr weniger abweichende Entwicklungsweisen annehmen zu müssen glaubte, kam Koelliker durch erneute Untersuchungen zur Aufstellung folgenden Entwicklungsgesetzes: 1) Die Bildungselemente der Saamenfäden bestehen aus einfachen kernhaltigen Zellen oder Gebilden, die aus Umwandlungen einer einzigen Drüsenzelle hervorgehen. Eine solche Drüsenzelle, wie wir sie als

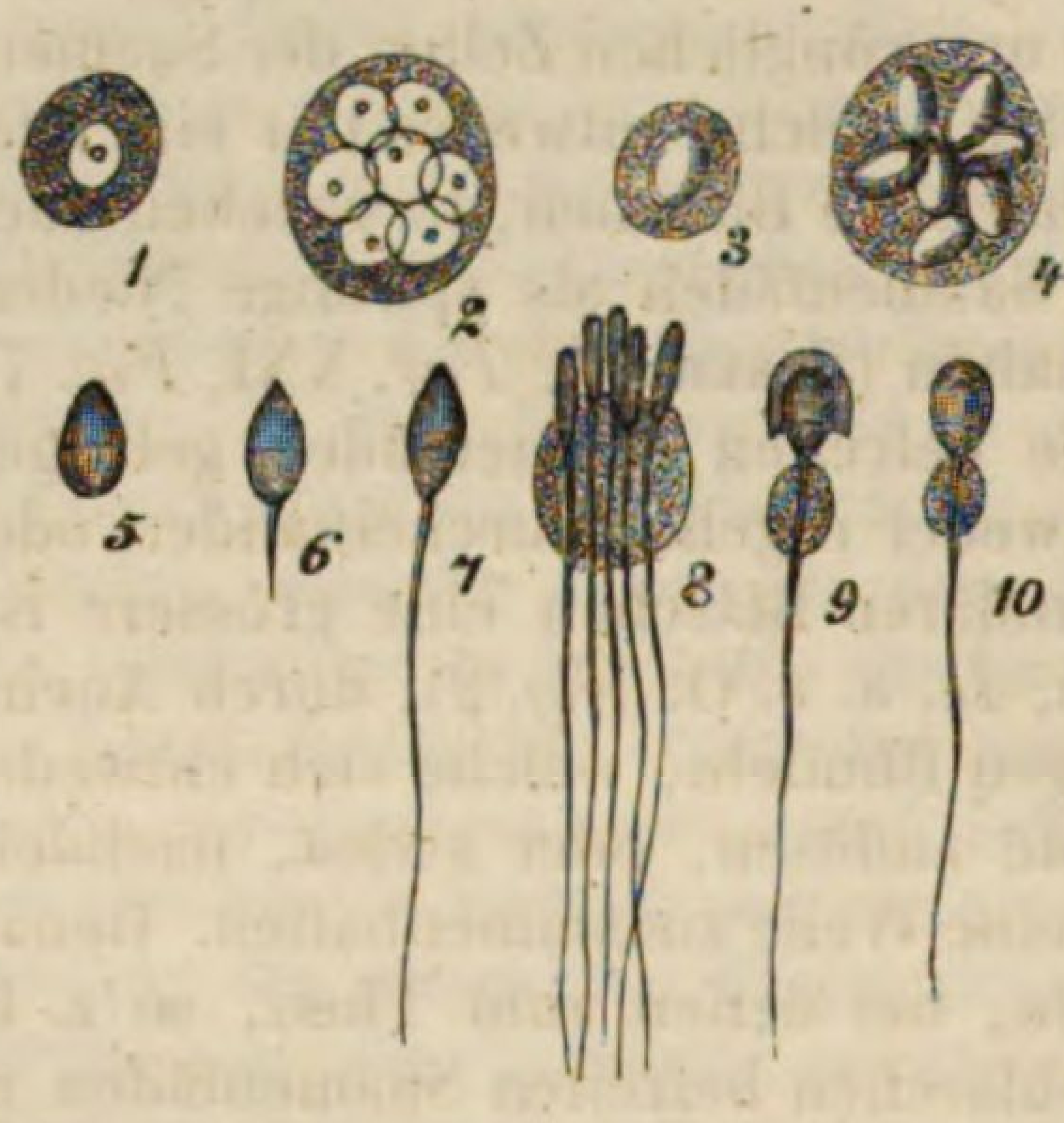
Inhalt der Hodenkanälchen beschrieben haben, wandelt sich entweder in eine grosse Cyste um, welche eine verschiedene Anzahl von kleinen Bläschen, die KOELLIKER Kerne nennt, einschliesst, oder sie wird zur Mutterzelle, indem sie endogen eine Menge einkerniger Tochterzellen erzeugt, oder sie bildet (ebenfalls durch massenhafte endogene Vermehrung) grosse Haufen freier einkerniger (oder auch mehrkerniger) Zellen, welche sich entweder um eine centrale hüllenlose Verbindungsmasse (den Rest der Mutterzelle) gruppiren, oder auch ohne eine solche centrale Masse zusammenhaften. 2) Die Saamenfäden entstehen endogen wahrscheinlich überall in den Kernen, und zwar je einer in einem Kerne; sie bilden sich durch (spiralige?) Ablagerung des (flüssigen?) Kerninhaltes an der Kernmembran und erreichen vielleicht überall durch selbstständiges Wachsthum ihre endliche Form und Grösse. 3) Die Saamenfäden werden durch Auflösung ihrer Mutterkerne und Zellen frei, und sind Anfangs vielleicht bei allen Thieren, manche schon in den Zellen, bündelweise verbunden. Wir wählen einige Beispiele aus KOELLIKER's Beobachtungen, auf welche das Gesetz basirt ist. Zunächst waren es Untersuchungen an *helix pomatia,* welche KOELLIKER zur Erkenntniss jenes von ihm und allen Physiologen bis vor Kurzem angenommenen Gesetzes führten. In den Hodenfollikeln der genannten Thiere finden sich grosse Haufen von Bläschen, welche um eine centrale membranlose Kugel aus feinkörniger zäher Substanz herumgelagert sind. Diese Bläschen sind verschieden gross und enthalten in sich neben feinkörnigem Inhalt die kleinen ein, die grösseren 2—4, selbst noch mehr blasse sphärische Bläschen. Die primären Bläschen sind Zellen, die secundären von ihnen eingeschlossenen nach KOELLIKER Kerne. Im Inneren jedes solchen secundären Bläschens entsteht ein Saamenfaden, indem zunächst der Körper als rundes glänzendes Kügelchen erscheint, sodann an demselben der Faden als kurzer, allmälig sich verlängernder Anhang anwächst und sich in spiraligen Windungen an die Innenfläche der Bläschenmembran anlegt. Ist der Saamenfaden fertig, so platzt das Kernbläschen, der Saamenfaden gelangt frei in das primäre Bläschen der Zelle; enthielt dieselbe mehrere Kerne, so findet man entsprechend viele Saamenfäden verschlungen in ihr. Die Fäden beginnen nun ihre Windungen zu entfalten, sich zu strecken, während die Zelle selbst sich verlängert, darauf durchbohren die Köpfe die Zellenwand an einem Pol, später die Schwänze am entgegengesetzten Pol, so dass der Rest der Zelle nur noch als eine Art von Scheide die mittleren Theile der Fäden umschliesst, während sich die freien Köpfe an die Oberfläche jener centralen Kugel des Bläschenhaufens ansetzen. Durch dieses gemeinschaftliche Anhaften aller aus einem Bläschenhaufen hervorgegangenen Saamenfäden an jener centralen Kugel entstehen regelmässige Bündel von Saamenfäden mit zusammengelegten Köpfen. Allmälig schwinden nun die scheidenartigen Reste der Bildungszellen und die Bündel lösen sich auf. Die zu Haufen zusammengruppirten Bildungszellen selbst sind durch endogene Zellenbildung aus den ursprünglichen Epithelzellen der Follikel in der Art

gebildet, dass je ein Häufchen aus einer solchen Zelle, als deren Rest Koelliker die centrale Kugel deutet, hervorgegangen ist.

Auf ganz analoge Weise, wenn auch mit mannigfachen unwesentlichen Abweichungen, war die Entwicklung der Saamenfäden durch Koelliker und seine Nachfolger für alle Thierklassen constatirt. Ueberall hatte man sich von der endogenen Bildung secundärer oder auch tertiärer Bläschen in den ursprünglichen Hodenzellen, und der Entstehung der Saamenfäden innerhalb der Bläschen letzter Generation überzeugt. Bei den Säugethieren verwandeln sich die ursprünglichen Zellen der Saamenkanälchen in kleinere oder grosse Cysten, welche entweder nur ein, oder 2—4, ja selbst 10—20 secundäre sphärische Bläschen, in welchen nach allgemeiner bisheriger Annahme die Saamenfäden als spiralige Niederschläge an der Wand sich bilden, enthalten (Ecker, *Ic. Taf.* XXI, *Fig.* 7). Die secundären Bläschen platzen, die befreiten Saamenfäden gelangen in die Muttercyste und liegen hier entweder regellos durcheinander, oder ordnen sich, wo die Anzahl der secundären Bläschen eine grössere ist, so auch häufig beim Menschen (Ecker, *Ic.* a. a. O. *Fig.* 2), durch Aneinanderlegen ihrer Köpfe zu regelmässigen Bündeln, welche sich entweder noch vor dem Platzen der Muttercyste auflösen, oder selbst, nachdem sie auch aus dieser befreit sind, noch eine Weile zusammenhaften. Genau ebenso verhält es sich bei den Vögeln, bei denen zum Theil, so z. B. beim Finken, die aus ihren Bildungsbläschen befreiten Saamenfäden in ihrer Muttercyste so regelmässig zu Bündeln geordnet gefunden werden, dass Wagner ursprünglich zu der Ansicht gekommen war, sie entständen bündelweise durch Niederschläge in jenen Cysten (R. Wagner, *Ic. Taf.* I, *Fig.* 5). Die Membran der Muttercyste ist bei den Vögeln nicht so ausserordentlich leicht vergänglich, wie bei Säugethieren, wo sie schon durch Wasser zerstört wird und daher leicht der Beobachtung entgeht. Man findet daher bei Vögeln auch nicht selten, nachdem die Cyste geplatzt ist, den Rest ihrer Membran als eine Art Mütze über die Köpfe der Sammenfädenbündel gestülpt. An neugebildeten Saamenfäden, insbesondere bei Säugethieren, findet man nicht selten den Anfang des Fadens dicht unter dem Körper verdickt, bauchig angeschwollen. Diese Anschwellung hat verschiedene Deutungen erfahren. Dujardin, welcher sie zuerst beschrieben, hielt sie für ein Knötchen, mit welchem der Saamenfaden ursprünglich an die Innenwand des Saamenkanälchens angeheftet sei. Koelliker deutet sie als Verdickungen der Substanz, durch deren Ausdehnung der ursprünglich kurze Faden allmälig sich verlängert. Anschwellungen, die sich bei manchen Thieren zuweilen im Verlauf der Saamenfäden zeigen, sind wohl, wie bei *helix pomatia*, als scheidenartige Reste der Bildungszellen zu betrachten. Anhänge von dieser Bedeutung zeigen sich übrigens auch an den Saamenfäden der Säuger sehr häufig.

In dieser Gestalt war die Lehre von der Saamenfädengenese bisher allgemein angenommen, und nicht blos auf Koelliker's Autorität hin, sondern durch bestätigende Beobachtungen von den verschiedensten Seiten her gestützt. Um so unerwarteter kam die Umgestaltung, welche Koelliker selbst in seiner neuesten Arbeit einem Hauptsatz seines Ge-

setzes, und zwar dem zweiten, geben zu müssen geglaubt hat. Er ist zunächst für die Saamenfäden der Säugethiere zu der Ueberzeugung gelangt, dass dieselben nicht endogen in jenen als Kerne gedeuteten Bläschen, welche in der Cyste enthalten sind, entstehen, sondern aus denselben, d. h. dass diese Kernbläschen selbst zu Saamenfäden sich umgestalten, ein Theil zu dem Körper wird, der andere zum Faden auswächst. Der Vorgang wird von ihm folgendermaassen beschrieben. Zur Zeit der Brunst enthalten die Saamenkanälchen in ihren Achsen die eigentlichen Saamenzellen, d. h. theils kleinere Zellen (1), welche in ihrem Inneren ein einfaches blasses Bläschen, Kern, einschliessen, theils grössere Cysten mit mehreren, selbst 10—20 solchen Kernbläschen (2). Jedes Kernbläschen enthält ein Kernkörperchen. Der erste Schritt zur Umwandlung dieser Kernbläschen zu Saamenfäden (3, 4) ist, dass sie länglich werden und sich etwas abplatten. Darauf scheidet sich jedes Bläschen in einen dunkler contourirten vorderen und einen hinteren, kleineren, blassrandigen Theil, welcher in Wasser gern rundlich aufquillt (5). Bald darauf zeigt sich am hinteren blassen Pol ein kurzer fadenförmiger Anhang (6), der bald zu einem längeren Faden sich gestaltet, während der blasse Theil des Bläschens entsprechend an Grösse abnimmt (7); indem endlich der vordere Theil des Bläschens die typische Gestalt des Körpers annimmt, ist die Umwandlung beendigt. Die so gebildeten Saamenfäden liegen demnach von Anfang an frei in der Muttercyste; seine frühere Behauptung, dass auch bei Säugethieren die in den Cysten enthaltenen Kernbläschen in ihrem Inneren eingerollte Saamenfäden enthalten, erklärt Koelliker jetzt für einen Irrthum. Das Freiwerden der Saamenfäden aus den Cysten geht auf folgende Weise vor sich. Die Saamenfäden liegen in der Cyste oder Zelle eine Zeit lang eingerollt, und brechen dann, wie es scheint, gleichzeitig mit Köpfen und Schwänzen an diametral gegenüberliegenden Stellen durch die Wand (8); die Reste der Zellen bleiben häufig entweder als Kappen an den Köpfen, oder als Anhänge an den Fäden eine Weile haften (9, 10).





Ein gleiches Auswachsen der Kernbläschen zu den Saamenfäden hat Koelliker unter den Vögeln bei der Taube, unter den Amphibien beim Frosch beobachtet. Ein unseres Erachtens sehr bedeutsamer Umstand in den bei letzterem Thier angestellten Beobachtungen ist der, dass hier die Saamenzellen neben den länglich werdenden, zu Saamenfäden

auswachsenden sogenannten Kernbläschen regelmässig noch ein rundlicher oder oblonger eigentlicher Zellenkern vorhanden ist, und noch persistirt, wenn die Fäden bereits vollkommen ausgebildet und zu einem Bündel zusammengelegt, oder jeder für sich aufgerollt sind. Auch bei den Fischen glaubt sich KOELLIKER von dem Auswachsen der Kerne zu den Saamenfäden überzeugt zu haben.

Auf diese Beobachtungen hin spricht KOELLIKER die Vermuthung aus, dass höchst wahrscheinlich bei allen Thieren die Saamenfäden nicht endogen in den Kernen, sondern durch Auswachsen dieser Kernbläschen selbst erzeugt werden. Manche frühere Beobachtung spricht mehr zu Gunsten dieser als der älteren Fassung des Entwicklungsgesetzes. KOELLIKER selbst hat früher schon bei gewissen niederen Thieren Bildungsweisen beschrieben, welche nur mit Zwang als endogene Entwicklung in Kernen sich deuten liessen; so hatte er bei den Coleopteren die Saamenfäden im Inneren kernhaltiger Zellen entstehen gesehen und nach dem Erscheinen der Fäden die Kerne vermisst, bei Lumbricus aber direct die Verlängerung der Kerne beobachtet. WAGNER und LEUCKART haben (wie schon oben pag. 1276 erwähnt) mit Bestimmtheit dargethan, dass bei den Arachniden und Myriapoden der Kern der Saamenzelle unmittelbar zum Saamenkörperchen wird, bei letzteren, ohne zum Faden auszuwachsen; die eigenthümlichen Saamenkörperchen der Ascariden sind nach MEISSNER's Beobachtungen ebenfalls anscheinend die sogenannten Kerne der Saamenzellen.[3] Die widersprechenden Beobachtungen, KOELLIKER's eigene entschiedene Angaben über endogene Bildung der Fäden in den Kernen bei zahlreichen Thieren, sind nicht so schwer, als es scheint, im Sinne des neuen Gesetzes umzuformen, viele einfach dadurch, dass man in Zellen umtauft, was man bisher Kerne nannte. KOELLIKER selbst giebt an, dass er bei den Säugethieren sich getäuscht habe, d. h. dass die einfachen Kerne der Zellen, oder die mehrfachen der Cysten niemals in ihrem Inneren eingerollte Saamenfäden enthalten, dass überall, wo von ihm oder Anderen ein in einem Bläschen eingerollter Saamenfaden wirklich gefunden worden sei, dieses Bläschen die Zelle (Tochterzelle der primären Drüsenzelle) darstelle, deren Kern zu dem eingeschlossenen Saamenfaden ausgewachsen sei. Mit dieser Erklärung sind alle Schwierigkeiten beseitigt, und es kommt nur darauf an, das Auswachsen der Kernbläschen zu den Saamenfäden bei allen Thieren direct zu constatiren.[4] Dass der Vorgang in seinen Hauptzügen wenigstens durch die ganze Thierreihe hindurch sich als derselbe erweisen werde, lässt sich mit gutem Recht erwarten. Es ist der Saamenfaden ein Gewebselement, wie ein Blutkörperchen oder eine Nervenfaser; es ist daher kaum denkbar, dass es bei einem Thiere im Inneren eines gewissen Bläschens entstände, bei anderen aber aus dem ganzen Bläschen hervorginge.

Es bleiben uns noch einige an die beschriebene Entstehung der Formelemente des Saamens sich knüpfende allgemeinere Betrachtungen übrig. So lange das KOELLIKER'sche Entwicklungsgesetz noch in seiner ursprünglichen Fassung aufrecht erhalten wurde, war es ein Punkt: die

histiologische Deutung der nächsten Bildungsbläschen, in welchen die Fäden entstehen sollten, über welchen die Physiologen nicht einig waren. Koelliker selbst betrachtete überall diese Bläschen als Zellenkerne, liess z. B. bei den Säugethieren die ursprünglichen Drüsenzellen, oder die durch Vermehrung aus ihnen hervorgegangenen Zellen zu jenen Cysten sich ausdehnen und in sich nicht eine Brut von Tochterzellen, sondern eine Generation von 4—20 Kernen, die Bildungsstätten der Saamenfäden, erzeugen. Gegen diese Deutung haben sich Reichert, Leuckart und ich[5] erhoben, und die Bläschen, in denen die Saamenfäden durch Niederschlag oder sonst wie entstehen sollten, Zellen genannt. Die Hauptgründe für letztere Ansicht, gegen Koelliker, waren folgende: Es fehlte jeder Beweis, dass die fraglichen Bläschen Kerne seien; weder in ihren Eigenschaften, noch in ihrer Entstehung, noch in ihren späteren Schicksalen lag irgend ein dieser Deutung das Wort redendes Moment, wohl aber dagegen sprechende. Während sonst die Zellenkerne primär entstehen und jeder um sich eine Zelle bildet, entstehen die fraglichen Bläschen in der fertigen Zelle und zwar viele gleichzeitig. Bei einzelnen Thieren war bereits die Bildung dieser secundären Bläschen unzweideutig als ein endogener Zellenbildungsprocess erwiesen; so hat Siebold bei Insecten mit Bestimmtheit gesehen, dass diese Bläschen durch Furchung des ursprünglichen Zelleninhaltes entstehen, d. h. letzterer sich allmälig zerklüftet und die einzelnen Portionen durch Umhüllung mit einer Membran zu Bläschen werden, die mit demselben Recht Zellen und nicht Kerne sind, wie die auf gleiche Weise aus dem Eizelleninhalt durch Furchung hervorgehenden Embryonalzellen. Allerdings hat Koelliker bei den Insecten diese Bläschen ebenfalls als Zellen anerkannt, aber der Analogie zu Liebe angenommen, dass die in ihnen auftretenden Saamenfäden in den kleinen Kernen derselben endogen erzeugt worden seien. Weiter sprach gegen die Kernnatur eben die endogene Entstehung von Gewebselementen in ihnen. Nirgends, weder in der thierischen, noch in der pflanzlichen Histiologie lässt sich ein Beispiel finden, dass ein Zellenkern als Mutterorgan für andere Gewebselemente sich gerire. Endlich sprachen die Eigenschaften der fraglichen Bläschen gegen Koelliker, vor Allem die leichte Löslichkeit ihrer Membranen und ihres Inhaltes in Essigsäure, gegen welche andere thierische Zellenkerne (bei denen meist sogar die Bläschennatur sehr fraglich ist) sich sehr resistent verhalten u. s. w. Alle diese Einwände hat Koelliker nicht der Widerlegung für werth geachtet, sondern einfach sie mit der Behauptung zu schlagen gemeint, dass er ein Urtheil zu haben glaube, was Kern und was Zelle sei. Durch seine neueren Beobachtungen ist die Sachlage nun zwar eine entschieden andere geworden, allein wenn auch Koelliker jetzt zugiebt, dass die Bläschen, in welchen Saamenfäden entstehen, Zellen sind, so lässt sich doch noch immer die Frage aufwerfen, ob die Bläschen, welche zu Saamenfäden auswachsen, wirklich Kerne sind. Meines Erachtens lassen sich noch jetzt gewichtige Gründe gegen diese Deutung vorbringen, zum Theil bleiben die alten Gründe in unveränderter Geltung, da bei manchen Thieren, so bei den Säugethieren, die Bläschen,

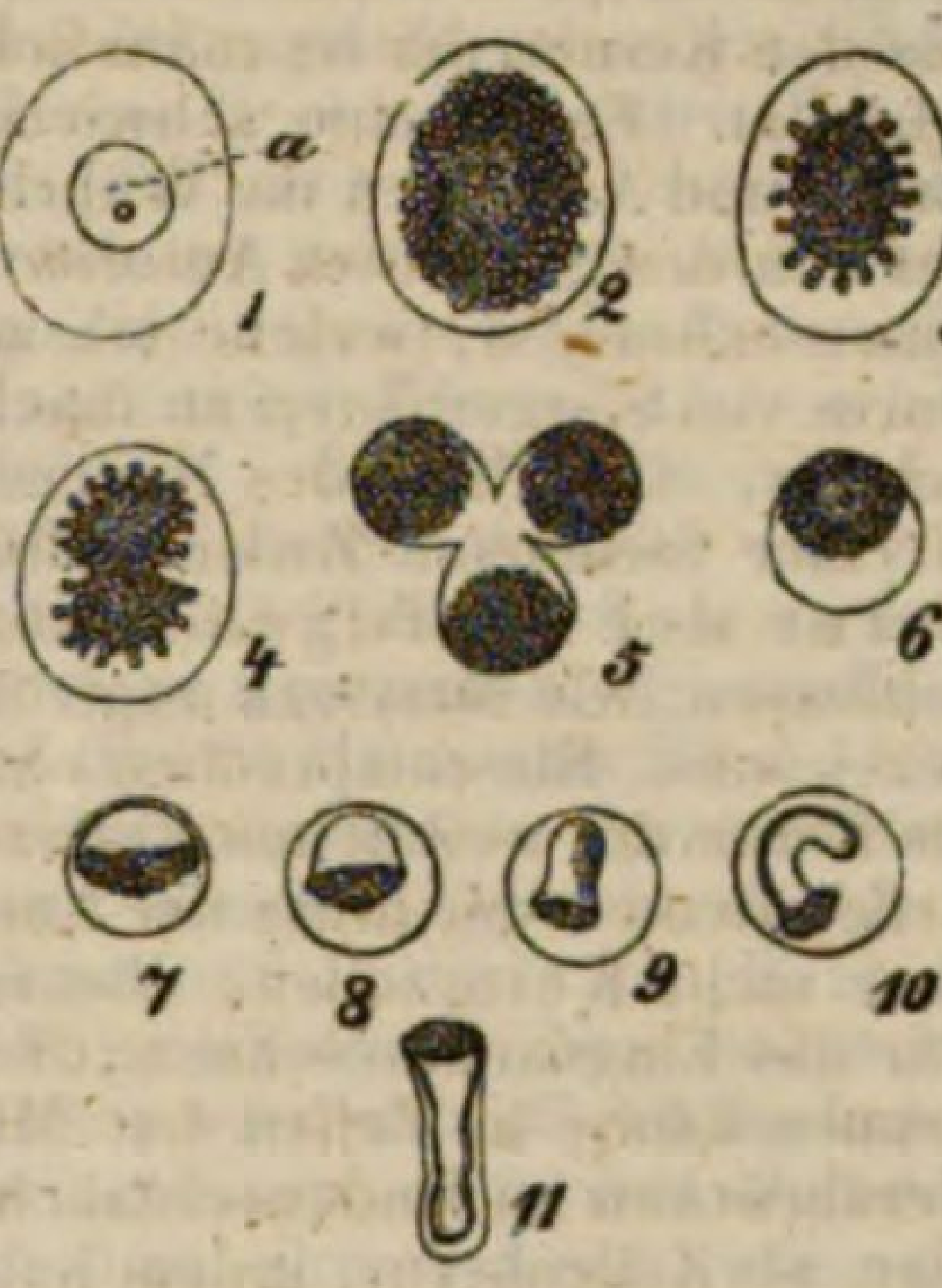
um welche es sich handelt, dieselben geblieben sind. Es ist immer noch unwahrscheinlich, dass ein Bläschen, welches nachträglich in einer Zelle entsteht, ein Kern ist, wenn er sich nicht durch Bildung einer Zelle um sich als solcher charakterisirt, immer noch unwahrscheinlich, dass eine Zelle in sich bis 20 solcher Kerne bildet, dass ferner ein Kern zu einem Gewebselement auswächst (seitdem die sogenannten Kernfasern nicht mehr existiren). Einen ganz besonders gewichtigen Gegengrund scheint mir aber Koelliker selbst geliefert zu haben durch den Nachweis, dass in den Cysten des Froschsaamens ein durch sein Ansehen von den zu Saamenfäden werdenden Bläschen sehr verschiedener einfacher Zellenkern (s. die Figur pag. 1294) vorhanden ist und bleibt, wenn auch schon das Saamenfädenbündel fertig ist. Auf der anderen Seite lässt sich nicht in Abrede stellen, dass in allen Fällen, wo eine einfache Zelle mit einfachem centralen Bläschen durch Auswachsen dieses Bläschens den Saamenfaden erzeugt, die Deutung dieses inneren Bläschens als Zellenkern die nächstliegende erscheint. Es bleibt mithin auch in dieser Beziehung eine endgültige Entscheidung der Zukunft überlassen. Vorläufig ist es wohl am einfachsten, jede einen bestimmten morphologischen Begriff einschliessende Bezeichnung zu umgehen, indem man die zu Saamenfäden auswachsenden Gebilde schlicht als endogen in Zellen erzeugte Bläschen aufführt.

Es ist bereits in der Einleitung zur Zeugungslehre (pag. 1195) angedeutet worden, dass Saamen und Ei einander durchaus nicht als Gegensätze gegenüberstehen, sondern analoge Producte der ebenfalls analogen männlichen und weiblichen Keimdrüsen sind. So wenig morphologische Verwandtschaft der fertige Saamen mit dem fertigen Ei zu haben scheint, so lässt sich der Beweis ihrer Analogie doch aus der Genese der Saamenelemente führen, und bei gewissen niederen Thieren *ad oculos* demonstriren, wie dies zuerst von Reichert[6] geschehen ist. Die einfache Drüsenzelle des Saamenkanälchens, die Grundlage der Formelemente des Saamens, ist das Analogon der Eizelle; man bezeichnet letztere, um diese Analogie auszudrücken, passend als männliche Keimzelle, das Ei als weibliche Keimzelle.[7] Zur Erkenntniss dieser Analogie würde schwerlich ein Vergleich eines menschlichen Saamenkanälchens mit einem Graaf'schen Follikel und ihres Inhaltes geführt haben, und doch lässt sich auch hier die Analogie zeigen. Betrachten wir einen neu angelegten Follikel, so sehen wir ihn aus einem Zellenhäufchen bestehen, dessen Zellen sich zum Epithel ordnen, während in ihrer Mitte die Eizelle entsteht. Entsprechend ist das Saamenkanälchen von Zellen erfüllt, deren peripherische Lage die Bedeutung eines Epithels hat, während die Achsenzellen die eigentlichen männlichen Keimzellen darstellen. Ganz unzweideutig leuchtet aber das fragliche Verhältniss bei gewissen niederen Thieren ein, bei denen die männliche wie die weibliche Keimdrüse einen völlig gleich beschaffenen Schlauch darstellt, in dessen Endtheil bei beiden auf gleiche Weise gleiche nicht unterscheidbare Zellen entstehen, welche erst durch spätere Umgestaltungen verrathen, ob sie Eier oder männliche Keimzellen sind.

Dies ist in besonders auffallender Weise bei den Nematoden der Fall, wie REICHERT's, MEISSNER's und BISCHOFF's neue Untersuchungen dargethan haben und leicht zu constatiren ist. Es enthält hier das Ende des Hodenschlauches, wie das des Eischlauches, kleine wasserhelle Bläschen, welche sich mit einer körnigen Masse umlagern; beim Männchen stellen diese Bläschen die Kerne der männlichen Keimzellen, bei dem Weibchen die Keimbläschen, die körnige Masse bei ersteren den Inhalt der männlichen Keimzellen, bei letzteren den Dotter dar; der Entstehungsprocess beider ist der der sogenannten Umhüllungskugeln. Es sind nun aber nicht allein die ursprünglichen Keimzellen beider Geschlechter, sondern sogar ihre nächsten Umwandlungen identisch. Die erste Umgestaltung des Eies ist, wie wir später sehen werden, die sogenannte Furchung, d. i. die Zerklüftung des Dotters in kleinere Parthien, welche zu den Embryonalzellen werden. In gleicher Weise ist die erste Umwandlung der männlichen Keimzellen eine Furchung, die Inhaltskugel theilt sich zunächst in zwei Kugeln, von diesen wieder jede in zwei u. s. f. Die Endproducte dieser Furchung, welche ihrem Wesen nach ein endogener Zellenbildungsprocess ist, sind die Bildungszellen der Saamenbläschen. Zahlreiche Beispiele lassen sich für die endogene Vermehrung der ursprünglichen Keimzelle beschreiben. Die Analogie dieses Processes mit der Furchung des weiblichen Eies geht am deutlichsten aus SIEBOLD's Beobachtungen an den Locustinen und aus den angeführten Beobachtungen an den Nematoden hervor; wenn auch bei letzteren einige Punkte zwischen MEISSNER und BISCHOFF noch streitig sind, so wird doch die unten gegebene Erörterung (Anm. 3) zur Genüge lehren, dass an der vollständigen Identität der Furchung bei männlichen und weiblichen Keimzellen nicht der mindeste Zweifel aufkommen kann. Erst von hier an, wenn beide Keimzellenarten am Ende ihrer Furchung angekommen sind, gehen ihre weiteren Schicksale auseinander; welche Momente diese Differenzirung bedingen, in den Tochterzellen der männlichen Keimzellen die Entwicklung der Saamenfäden anregen, ist noch dunkel.[3]

[1] Vergl. E. H. WEBER, *Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane.* — [2] Die wichtigsten Arbeiten über die Entstehung der Saamenfäden sind folgende: KOELLIKER, *Beiträge zur Kenntniss etc., die Bildung der Saamenfäden in Bläschen, und physiol. Studien über die Saamenflüssigkeit, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VII. pag. 262; R. WAGNER, *Lehrb. d. Phys.* 3. Aufl. pag. 24; MUELLER's *Arch.* 1836, pag. 225; v. SIEBOLD, *nov. act. nat. cur.* Tome XXI; WAGNER u. LEUCKART, Art.: *Semen* in TODD's *Cyclop.*; LEUCKART a. a. O.; FREY und LEUCKART, *Beitr. zur Kenntniss wirbelloser Thiere*, pag. 125; REICHERT, *Beitr. zur Entwicklungsgesch. der Saamenkörperchen bei den Nematoden*, MUELLER's *Arch.* 1847, pag. 86; MEISSNER in seinen Arbeiten über *Mermis albicans* und *Ascaris mystax* (s. pag. 1234); BISCHOFF, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI. pag. 394. — [3] Der Entstehung der Saamenelemente bei den Nematoden müssen wir eine kurze Auseinandersetzung widmen, um den Stand gewisser für die Saamengenese selbst und für die Befruchtungslehre wichtiger Streitfragen zu skizziren. Nach MEISSNER, dessen Beobachtungen sich ergänzend an die von NELSON anreihen, und im Wesentlichen mit denen von REICHERT übereinstimmen, entstehen bei *Ascaris mystax* die Saamenkörperchen auf folgende Weise. Im Ende des Keimschlauches entstehen die männlichen Keimzellen (1), welche Anfangs blass sind und einen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen einschliessen. Während diese Zellen im Hoden herabrücken, füllen sie sich allmälig mit dunkeln glänzenden Körnchen und verlieren ihren ursprünglichen Kern (2). Der körnige Zelleninhalt zieht sich

jetzt allmälig von der Wand zurück und nimmt eine strahlige Form an (3); diese strahlige Masse betrachtet MEISSNER wunderbarer Weise mit einem Male als Kernmasse, die sich durch Theilung in 2, 6—8, unter Umständen auch 3—5 Tochterkerne von ebenfalls strahliger Form zerspaltet (4). Diese Tochterkerne begeben sich in regelmässiger Vertheilung an die Zellwand der Keimzelle, jeder treibt dieselbe vor sich her, buchtet sie aus, so dass diese Zelle je nach der Zahl der Kerne eine biscuitförmige, eckige oder traubige Form erhält (5), und endlich durch Theilung in der abgeschnürten Stelle in ebensoviele Tochterzellen (6) zerfällt, als Kerne vorhanden waren, jeder Kern jetzt um sich einen geschlossenen Theil der Mutterzelle isolirt hat. Hierauf soll im Centrum eines jeden Kernes ein kleines stark lichtbrechendes Körperchen, das Kernkörperchen, auftreten. Die so beschaffenen Tochterzellen sind die Bildungszellen der Saamenkörperchen, sie werden bei der Begattung in den weiblichen Geschlechtsschlauch übergeführt, und führen in einer bestimmten Abtheilung desselben, welche MEISSNER als Uterus und Eiweissschlauch bezeichnet, ihre von NELSON zuerst beschriebene Metamorphose zu Saamenkörperchen in folgender Weise aus. Die von MEISSNER sogenannten Kerne verlieren ihren strahligen Bau, werden heller, und erhalten an dem Theile ihres Umfanges, welcher der Zellenwand anlag, einen hellen, stark lichtbrechenden Saum, indem sich dieser Theil des Kernes in eine homogene, stark lichtbrechende Substanz von Uhrglasform verdichtet, während der übrige Theil körnig bleibt (7). Der uhrglasförmige dichte Theil schliesst sich darauf um den körnigen zusammen, verwandelt sich in ein becherförmiges oder tassenförmiges oder auch langgestrecktes, einem Probirgläschen ähnliches Körperchen, in dessen vorderer Mündung der Rest des körnigen Theiles des Kernes liegen bleibt (8, 9, 10). Dieses cylindrische oder becherförmige Gebilde mit seinem körnigen Anhang ist das reife Saamenkörperchen, welches frei wird, indem es mit seinem flockigen Ende die Zellwand durchbricht, welche zuweilen noch als eine Art Mütze über dem hinteren Ende haften bleibt (11). Von dieser MEISSNER'schen Beschreibung weicht BISCHOFF in mehreren wesentlichen Punkten ab (vergl. die oben pag. 1298 citirten Arbeiten, besonders *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI. pag. 394). BISCHOFF nennt Keimzellen dieselben Bläschen, welche MEISSNER als Kerne seiner Keimzellen beschreibt (*a Fig.* 1) und läugnet die Existenz der MEISSNER'schen Keimzellen, die Existenz einer Zellenmembran, welche einen hyalinen Inhalt und jene Bläschen abgränzen soll, gänzlich. Nach BISCHOFF liegen seine Keimzellen im obersten Theile des Hodenschlauches nackt in einer formlosen Bindesubstanz. Was MEISSNER als Körnigwerden des Zelleninhaltes beschreibt, ist nach BISCHOFF die Ausscheidung von Körnchen in der freien Bindesubstanz, welche, nachdem sie körnig geworden, wie der Dotter um die nackten Keimbläschen, sich in einzelnen (Umhüllungs-) Kugeln um die einzelnen Keimzellen lagert, jedoch ohne sich äusserlich durch Membranen abzugränzen. Die weiteren Schicksale dieser körnigen Kugeln mit den eingeschlossenen Zellen sind nach BISCHOFF folgende: die Keimzelle im Inneren schwindet (wie das Keimbläschen im Ei vor der Furchung), die Kugel nimmt die von MEISSNER beschriebene strahlige Form an, und zerfällt durch fortschreitende Zerklüftung mit dem Exponent 2 in immer kleinere, ebenfalls membranlose (wie beim Ei) Kugeln (Furchung), deren jede im Innern ihrer körnigen Masse einen Kern enthält; BISCHOFF läugnet die Entstehung solcher Tochterkugeln in ungerader Zahl. Dass die so gebildeten Tochterkugeln sich vielleicht nachträglich durch Condensirung ihrer peripherischen Schicht mit einer Membran umgeben, hält BISCHOFF für wahrscheinlich, ohne jedoch es als erwiesen zu betrachten. Diese durch Furchung gebildeten Zellen oder Körnerkugeln mit centralem Kern sind nun nach BISCHOFF die fertigen Saamenkörperchen, während dieselben Gebilde von MEISSNER nur als die Kerne der Bildungszellen der Saamenfäden betrachtet werden. Die von Letzterem beschriebenen weiteren Metamorphosen, wie sie *Fig.* 6—10 dargestellt sind, läugnet BISCHOFF, indem er die im Eiweissschlauch des Weibchens zu findenden, von MEISSNER als Saamenkörperchen gedeuteten cylindrischen oder glockenförmigen Körperchen mit flockigem Anhang als umgewandelte Epithelialcylinder des Eiweissschlauches ausgiebt. Er



glaubt sich überzeugt zu haben, dass die innere Oberfläche des sogenannten Eiweissschlauches ,,vorübergehend", während des Durchtrittes reifer Eier, sich mit einer eigenthümlichen Form eines Cylinderepithels bedeckt, dessen Elemente, jene Meissner'schen Saamenkörperchen, mit ihrer flockigen Basis auf der Membran aufgewachsen seien. Diese Ansicht Bischoff's ist auf's Neue bekämpft worden von Allen Thompson (*Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VIII, pag. 428), welcher sich ebensowenig, wie Meissner, von dem Festgewachsensein der fraglichen cylindrischen Körperchen überzeugen konnte, wohl aber, im Wesentlichen mit Meissner übereinstimmend, die Entwicklung derselben aus den Kernen der im männlichen Genitalschlauch gebildeten Saamenzellen direct verfolgt hat. Es ist eine schwierige Aufgabe, aus diesen vielfach widersprechenden Angaben und Ansichten die Wahrheit herauszufinden. Nach einer unbefangenen Abwägung der von den genannten Autoren vorgebrachten Thatsachen und Gründe und nach eigenen Untersuchungen, welche ich wiederholt an Exemplaren von *Ascaris mystax* aus dem Darm von Säugethieren zu machen Gelegenheit hatte, bin ich zu folgender Ueberzeugung gelangt. Das Ende des Hodenschlauches enthält kleine helle Bläschen, welche nackt in einer formlosen Zwischenflüssigkeit liegen. Diese Bläschen (*a Fig.* 1) sind die Kerne der künftigen Keimzellen, nicht aber hier schon in die Keimzellen eingeschlossen, wie Meissner angiebt, aber auch nicht selbst die Keimzellen, wie sie Bischoff bezeichnet. Sie entsprechen ohne allen Zweifel den Keimbläschen der Eier, die wir oben als Kerne der weiblichen Keimzellen gedeutet haben; wer freilich die Keimbläschen als Zellen deutet, der muss der Analogie wegen auch die fraglichen Bläschen Zellen nennen, aber nicht Keimzellen, ebensowenig als das Keimbläschen des Eies Keimzelle ist. Für das Eingeschlossensein dieser ,,männlichen Keimbläschen", wie man sie vielleicht nennen kann, in Zellen hat Meissner keine Spur eines Beweises beigebracht. Beim Herabrücken im Hodenschlauch geriren sich diese Bläschen, wie die Keimbläschen der Eier, als Zellenkerne, indem jeder um sich eine Kugel der plastischen Zwischensubstanz, welche sich durch ausgeschiedene Körnchen trübt, attrahirt. Diese den Kern einschliessende Kugel körniger Substanz (männlichen Dotters) ist Anfangs, wie beim Ei, entschieden nackt, wie ich mit Bischoff gegen Meissner behaupten muss. Ob sie, wie Thompson behauptet, später an der Oberfläche zur Membran (männliche Dotterhaut) sich verdichtet, oder, wie Bischoff behauptet, nackt bleibt, wage ich nicht zu entscheiden. Das so erzeugte Gebilde, welches demnach aus einem Kernbläschen und einer körnigen Umhüllungskugel besteht, ist die männliche Keimzelle, die körnige Masse ihre Zellensubstanz. Wie beim Ei schwindet nun der ursprüngliche Kern dieser Keimzelle, nachdem er mit der Attraction der Zellensubstanz seine Aufgabe gelöst hat; ob auch, wie beim Ei, der folgenden Furchung die Neubildung eines Kernes vorhergeht, darüber habe ich keine Beobachtungen. Die körnige Masse nimmt jetzt das von Meissner beschriebene strahlige Ansehn an, und zerklüftet sich zunächst in zwei, dann in vier Kugeln u. s. f.; jede solche Theilungskugel besteht aus einem Häufchen der körnigen Substanz und einem lichten Kern im Innern, wie man bei der Mehrzahl bei Anwendung von Druck erkennen kann. Ganz unbegreiflich und widersinnig ist Meissner's Behauptung, dass die sich zerklüftende körnige Substanz, die vorher nach seiner eigenen Angabe und ganz unzweideutig Zellensubstanz ist, jetzt die Bedeutung von Kernsubstanz annehmen, die durch Zerklüftung aus ihr gebildeten Kugeln Tochterkerne sein sollen! Es sind die letzteren die augenscheinlichen Analoga der Furchungskugeln des Eidotters und, wie diese, Zellen, auch wenn sie keine Membran haben. Von dem Vorhandensein einer Mutterzellenmembran, welche nach Meissner die Furchungskugeln gemeinschaftlich umschliesst, von ihnen ausgebuchtet und abgeschnürt werden soll, habe ich mich nicht überzeugen können. Der lichte Saum, welcher häufig an den Furchungskugeln hervortritt, besonders in wässerigen Flüssigkeiten, ist nichts Anderes als die hyaline Bindesubstanz der Körnchen; die scharfe Contour desselben, sowie die ziemlich feste Cohärenz der Kugeln ist kein Beweis für die Existenz einer Zellmembran. Erst nach Vollendung der Furchung umgeben sich die einzelnen Furchungskugeln mit Membranen; diese Zellen mit körnigem Inhalt und Kern sind die Entwicklungszellen der Saamenkörperchen, nicht aber, wie Bischoff meint, das Saamenkörperchen selbst. Ebensowenig, als bei irgend einem Thiere, besteht bei den Nematoden das fertige Saamenkörperchen aus einer kernhaltigen Zelle; ebenso wie sich bei den Araneen und Myriapoden, bei denen man ebenfalls ursprünglich kernhaltige Zellen für Saamenfäden gehalten hat, die Entwicklung der Kerne dieser Zellen zu den wahren Saamenfäden herausgestellt hat, ist dies auch bei den Nematoden der Fall. Ich bin mit Nelson, Meissner und Thompson auf das Vollkommenste überzeugt, dass die oben beschriebenen probirglasartigen, oder glockenförmigen Cylinder die wahren Saamenkörperchen sind,

dass sie durch Umwandlung der Kerne jener Zellen im Wesentlichen auf die von Meissner beschriebene Weise entstehen. Alle Gründe, welche Bischoff gegen diese Ansicht und für die Deutung der Cylinderchen als verkümmerte Epithelgebilde beigebracht hat, sind nicht stichhaltig. Ich habe mich ebensowenig, wie Andere, von dem organischen Zusammenhang der Cylinder mit der Membran des Eiweissschlauches, noch viel weniger von einer regelmässigen epithelartigen Besetzung des letzteren mit solchen Cylindern überzeugen können. Dass die Körperchen nicht die allerentfernteste Aehnlichkeit mit einem Epithelialgebilde haben, dass sie nur zeitweilig, und zwar gerade während des Durchtrittes reifer Eier, im Eiweissschlauch angetroffen werden, spricht schon gewichtig genug gegen Bischoff. Entscheidend aber ist nur die directe Beobachtung der Hervorbildung der Cylinderchen aus den beschriebenen Saamenzellen, und der Nachweis ihres Eindringens in die Eier. Ersterer Beweis ist meines Erachtens mit aller Bestimmtheit geliefert, und durch Bischoff's Einwände nicht entkräftet; ich habe in einem Falle vollkommen überzeugende Uebergangsformen gefunden, den zweiten Beweis können wir erst bei der Lehre von der Befruchtung zur Sprache bringen. Die Entwicklung der Saamenkörperchen aus jenen Bildungszellen geschieht nach meiner Ansicht auf die Weise, dass unter allmäliger Reduction des körnigen Zelleninhaltes der Kern sich in das beschriebene glocken- oder probirglasähnliche Körperchen verwandelt. Dieser Kern ist wohl präformirt in jeder Bildungszelle enthalten, nicht aber in Meissner's Sinne, der den körnigen Zelleninhalt Kern tauft; was Meissner Verdichtung dieser Kernsubstanz nennt, ist nur ein Hervortreten des präformirten Kernes aus dem allmälig schwindenden und sich aufhellenden Zelleninhalt. So viel über diese brennende Frage; zum Schluss nur noch die Bemerkung, dass der gegebenen Beschreibung zu Folge die Nematoden zu den Thieren gehören, bei welchen man den zum Saamenfaden werdenden Gebilden kaum eine andere Bedeutung als die eines Zellenkernes zuschreiben kann; immerhin bleibt es aber noch möglich, dass dieser Kern ein neben oder nach dem eigentlichen Furchungskern aus dem Zelleninhalt formirtes Gebilde ist. — [4] Wir müssen hier noch einmal auf die eigenthümlichen Strahlenzellen der Decapoden zurückkommen. Wir haben schon oben gesehen, dass dieselben wahrscheinlich nicht die wahren Saamenkörperchen, sondern nur deren Bildungszellen darstellen, die Saamenkörperchen aber von den Strahlen gebildet werden. Es fragt sich, wenn diese Ansicht richtig, wie die Entstehung dieser Strahlen mit Koelliker's neuem Gesetz in Einklang zu bringen ist. Ich habe keine eigenen Beobachtungen über diese Gebilde, finde aber in Koelliker's Beschreibung der Entwicklung derselben einige Momente, welche ein Auswachsen der Kerne dieser Zellen zu den Strahlen als möglich erscheinen lassen (*die Bildung der Saamenfäden u. s. w.* pag. 26). Koelliker giebt an, dass bei der Mehrzahl der Decapoden der Zellenkern sich excentrisch lagert, einen Vorsprung an der Zelle bildet, und die Strahlen meist an der Stelle, wo der Kern ansitzt, hervorspriessen; dass ferner der Kern meist in dem Maasse verschwindet, als die Strahlen wachsen. Bei *Pagurus* entwickeln sich eigenthümliche Doppelbläschen, die Koelliker als Zellen mit ansitzendem Kern deutet, zu den Strahlenzellen, indem aus einem der Bläschen die Strahlen hervorspriessen. Koelliker hält nun zwar gerade dieses Bläschen für die Zelle, allein es ist kein Beweis geliefert, so dass eine Umkehrung des Verhältnisses, die Deutung des die Strahlen entwickelnden Bläschens als Kern, recht wohl denkbar erscheint. Weitere Untersuchungen müssen hierüber entscheiden. — [5] Reichert a. a. O.; Leuckart a. a. O.; Funke, *Forts. v.* Guenther's *Lehrb. d. Phys.* Bd. II. pag. 1056. — [6] Reichert, ebendas., pag. 125. — [7] Steenstrup, *Unters. über das Vorkommen des Hermaphroditismus*, pag. 105, hat den männlichen Keimzellen den unpassend gebildeten und weniger bezeichnenden Namen: „Saameneichen" gegeben. — [8] Es ist auch hier von höchstem Interesse, einen vergleichenden Blick auf die Pflanzenwelt zu werfen, die Analoga des thierischen Saamens und seiner Formelemente aufzusuchen und ihre Genese zu betrachten. Es ist bekannt, dass bei den Kryptogamen schon vor langer Zeit in einzelnen Fällen, jetzt aber in grosser Ausbreitung Saamenfäden gefunden worden sind, die nicht allein in ihrem Bau und sonstigen Verhalten den thierischen vollkommen entsprechen, sondern auch in Bezug auf ihre Entstehungsweise die wunderbarste Uebereinstimmung mit letzteren zeigen. Auch hier lassen sich die augenscheinlichsten Beweise für die ursprüngliche Identität männlicher und weiblicher Keimzellen (*Sphaeroplea*) finden, auch hier ist die nächste Umwandlung der männlichen Mutterkeimzelle eine Art von Furchung, durch welche die Bildungszellen der Saamenfäden geschaffen werden. Zur Beleuchtung der Entstehungsfrage erlauben wir uns folgende Details anzuführen. Unter den niederen Algen ist bei *Oedogonium*, dessen Zeugungsvorgänge neuerdings Pringsheim so vortrefflich aufgeklärt hat, das Saamenkörperchen der gesammte aus einer aufplatzenden Mutterzelle heraustretende

Zelleninhalt. Bei *Vaucheria* und *Sphaeroplea* entstehen in einer Zelle aus deren Inhalt eine grosse Anzahl mit zwei Wimpern versehener kleiner Schwärmsporen, die als Saamenfäden functioniren, erwiesenermaassen durch freie Zellbildung (PRINGSHEIM). Von einer Deutung als Zellkerne kann bei diesen Pflanzen keine Rede sein, da die Zellen derselben überhaupt nie Zellkerne zeigen. Unter den höheren Algen erwähnen wir *Fucus*, bei welchem die männliche Keimzelle mit kleinen, zarten, kugligen Bläschen vollgepfropft erscheint, in deren jedem eine Schwärmspore eingeschlossen liegt (THURET). Von der Umwandlung eines Kernes der secundären Bläschen zu den Schwärmsporen ist nichts beobachtet. Bei den Charen entstehen die Saamenfäden in den Gliedern vielzähliger Zellreihen; jede dieser Gliederzellen hat in der Jugend einen kleinen wandständigen Kern, welcher verschwindet, später bildet sich in jeder ein abgeplattet ellipsoidisches freiliegendes grosses Bläschen, in welchem ein Saamenfaden entsteht. Diese letztgenannten Bläschen erscheinen offenbar als Zellen, gewiss nicht als Kerne; dass sie selbst Kerne enthielten und diese zu den Saamenfäden auswüchsen, davon ist auch hier keine Andeutung zu sehen. Interessant ist die Bildung bei den Moosen und Lebermoosen. Hier bildet sich in den Antheridien durch Furchung von wenigen Mutterzellen ein geschlossenes Gewebe kleiner würfelförmiger Zellen mit sehr kleinen durchsichtigen Kernen und trübem Inhalt. Später findet man in ihnen einen ellipsoidischen scharf begränzten Ballen trüben Schleimes in heller Flüssigkeit, welcher sich mit einer durch Jod sich bläuenden Membran umgiebt, und bald darauf im Inneren einen spiralig eingerollten Saamenfaden enthält, welcher ausschlüpft und das Bläschen leer zurücklässt. Dass dieses Bläschen der metamorphosirte Kern sei, wie SCHACHT behauptet, ist durchaus unwahrscheinlich und würde auch nur zu KOELLIKER's früherer Theorie, nicht zu seiner jetzigen passen; es ist dieses Bläschen offenbar aus dem Inhalt der Zelle gebildet, selbst eine Zelle, von deren Kern und einem etwaigen Auswachsen desselben zum Saamenfaden aber nichts zu sehen ist. Ganz ähnlich verhält es sich bei den Farrenkräutern, deren Antheridien durch Furchung einer einzigen Urmutterzelle zahlreiche Tochterzellen, diese in sich Bläschen, und diese in sich die Saamenfäden bilden. Letztere brechen aus ihren Bildungsbläschen aus, können sich aber nicht immer ganz befreien, so dass sie Reste davon mit sich fortschleppen. Ebenso verhält es sich bei den Equisetaceen, deren grosse schöne Saamenfäden durch einen eigenthümlichen flossenartigen Besatz an einem Ende, welcher täuschend an die undulirenden Membranen der Salamandersaamenfäden erinnert, ausgezeichnet sind. Ganz analog ist endlich auch die Bildung der Saamenelemente bei den Gefässkryptogamen mit zweierlei Sporen. (Vergl. HOFMEISTER, *Beitr. zur Kenntn. d. Gefässkryptogamen. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wissensch.* Bd. IV. *Taf.* II. *Fig.* 7—17, Bd. V. *Taf.* XIII. *Fig.* 1—4, 34—36.) Die sogenannte Mikrospore erzeugt in sich eine Tochterzelle, in welcher bei *Pilularia* direct ein Saamenfaden entsteht, bei *Salvinia* zunächst durch Furchung ein mehrzelliger Körper, von welchem wiederum jede Zelle in sich ein oder zwei Bläschen erzeugt, in denen nun die Saamenfäden entstehen. Die nach dem Austritt des Fadens leer zurückbleibende Membran besteht aus Cellulose, ist also ohnstreitig Zellmembran. Aus diesen Beobachtungen geht unzweifelhaft hervor, dass die Saamenfäden der Kryptogamen sämmtlich endogen in Zellen gebildet werden, mögen diese Zellen nun primäre oder secundäre Tochterzellen der Urkeimzellen sein; die auch bei den Pflanzen vielfach aufgetauchte Meinung, dass diese Bildungsbläschen Kerne seien, hat hier noch mehr Unwahrscheinliches als bei den Thieren, und ist schon durch die chemischen Reactionen ihrer Membran widerlegt (abgesehen davon, dass überhaupt bläschenförmige Kerne bei den Pflanzenzellen wahrscheinlich gar nicht existiren, so bestimmt es von NAEGELI behauptet wird). Wie aber in den nächsten Bildungsbläschen die Fäden selbst entstehen, darüber lässt sich gar nichts Bestimmtes aussagen. Welcher Theil bei den höheren phanerogamen Pflanzen dem thierischen Saamenfaden entspricht, ist immer noch streitig. Es liegt zwar am nächsten, dem Pollenkorn diese Rolle zuzuschreiben, allein es giebt auch gewichtige Bedenken dagegen. Das Pollenkorn ist ohnstreitig eine Zelle, der Pollenschlauch die ausgewachsene Cellulosemembran derselben, dringt auch nicht, wie der thierische Saamenfaden (und die Saamenelemente vieler Kryptogamen, *Oedogonium*, *Fucus*) in die zu befruchtende weibliche Keimzelle, sondern befruchtet, so viel wir wissen, wohl nur durch endosmotische Abgabe seines Inhaltes. Will man den Pollenschlauch der thierischen Bildungszelle parallelisiren, so fehlt ein directer Beweis; vielfache Bemühungen, diesen durch Auffindung geformter saamenfädenartiger Inhaltselemente zu führen, sind bis jetzt vergeblich gewesen. Weiter auf diese Verhältnisse einzugehen, verbietet der Raum. Ich erwähne schliesslich, dass ich die Mehrzahl der besprochenen Thatsachen aus HOFMEISTER's trefflichen Arbeiten und Privatmittheilungen geschöpft habe.

§. 293.

Chemische Constitution des Saamens. Unsere Kenntnisse von der Mischung des Sperma sind kaum exacter und tiefergehend, als die von der Zusammensetzung des weiblichen Keimstoffs, so klar für beide auf der Hand liegt, dass ihre physiologischen Functionen im allernächsten Causalitätsverhältniss zu ihrer chemischen Constitution stehen. So vielfach Sperma in neuerer und älterer Zeit analysirt worden ist, so wissen wir doch weder die Substanz, welche die Saamenfäden bildet, noch die organischen Bestandtheile der Zwischenflüssigkeit genau zu charakterisiren. Die älteren Analysen von Vauquelin, John und Lassaigne sind zum Theil mit ejaculirtem Sperma angestellt, die neueren von Frerichs mit dem Saft, welchen er durch Auspressen zerschnittener Hoden brünstiger Thiere (Karpfen, Hahn, Kaninchen) erhielt; Koelliker's Untersuchungen betreffen fast ausschliesslich reines Hodensecret. Frerichs allein hat sich bemüht, durch Filtration die Formelemente des Saamens von der Zwischenflüssigkeit zu trennen, und beide isolirt zu untersuchen.[1] Die spärlichen Resultate dieser Analysen und der mikrochemischen Versuche sind folgende.

Der Saamen der Säugethiere ist im unvermischten Zustande eine ziemlich concentrirte Flüssigkeit, erhält aber auf seinem Wege verdünntere Zuthaten von dem Saamenleiter, Saamenblasen, Prostata und Cowper'schen Drüsen, so dass das ejaculirte Sperma beträchtlich ärmer an festen Bestandtheilen ist. Nach Koelliker giebt das reine Sperma des Ochsen etwa 17,6 %, das des Pferdes 18,06 % trockenen Rückstand, wobei freilich nicht ermittelt ist, wie viel davon den Saamenfäden, wie viel der Zwischenflüssigkeit angehört, in welchen procentigen Verhältnissen beide feste Theile enthalten. Das unreife Sperma des Ochsen fand Koelliker weit verdünnter (11,736 %), ebenso gab die gesammte Hodensubstanz des Ochsen beim Trocknen weniger festen Rückstand als der Saamen (13,035 %). Dass der ejaculirte Saamen dünner als der Hodeninhalt sein muss, folgt schon aus dem mikroskopisch nachgewiesenen Unterschied in der relativen Menge der Zwischenflüssigkeit, welche doch sicher verdünnter als die Saamenfädensubstanz ist, aber auch aus Vauquelin's Analysen, welcher im ejaculirten menschlichen Sperma nur etwa 10 % feste Bestandtheile fand. Die Flüssigkeit, welche Koelliker aus der Saamenblase eines brünstigen Frosches erhielt, war sehr arm an festen Bestandtheilen, enthielt nur 2,341 %, was nicht Wunder nehmen kann, da hier Harn und Saamen vermengt sind. Im Inhalt der Froschhoden fand Koelliker 14,24 % feste Bestandtheile, und rechnet davon 2—4 % auf die Hodensubstanz, Blutgefässe und Blut, so dass 10—12 % dem Saamen bleiben. Hierdurch glaubt er seinen aus dem Verhalten der Saamenfäden gegen verschiedene Agentien gezogenen Schluss, dass sie wasserreicher als die der Säugethiere sind, bestätigt zu haben. Das geht indessen keineswegs aus jener Bestimmung hervor, bei welcher die relative Menge der Fäden und der Saamenflüssigkeit

nicht im mindesten berücksichtigt ist; trotz der geringeren Concentration des Gesammtsaamens kann sehr wohl die Saamenfädensubstanz selbst dichter als bei Säugethieren sein. Am concentrirtesten ist nach KOELLIKER der Saamen der Fische; der des Karpfens gab 24,11 % festen Rückstand.

Ueber die Constitution der Saamenfäden, deren Erkenntniss sehr wünschenswerth ist, seitdem wir wissen, dass diese Elemente überall bei der Befruchtung in das Ei eindringen und im Dotter sich auflösen, lässt sich nichts Befriedigendes sagen. Es ist nicht wahrscheinlich, dass die Saamenfäden völlig homogen sind, ihr Verhalten gegen Agentien lässt immer noch auf eine Zusammensetzung aus Hüllenmembran und Inhalt schliessen; direct erwiesen ist, dass sie nicht aus einer einfachen Substanz bestehen. FRERICHS, welcher sie durch Filtration und Aussüssen von der Zwischenflüssigkeit trennte, schliesst aus einigen Reactionen (Löslichkeit in Alkalien, Fällbarkeit der alkalischen Lösung durch Essigsäure u. s. w.), dass der wesentliche Bestandtheil jenes von MULDER sogenannte Proteindeutoxyd sei, verbunden mit gewissen Mengen eines eigenthümlichen butterartigen Fettes und nicht unbeträchtlichen Mengen von Mineralbestandtheilen. Hiergegen ist zu bemerken, dass erstens die von FRERICHS angegebenen Reactionen nicht genügen, die fragliche Substanz mit MULDER's Proteindeutoxyd zu identificiren, zweitens, dass dieses selbst ein sehr schlecht charakterisirter chemischer Stoff ist, so dass nicht einmal viel gewonnen wäre, wenn die Identität streng erwiesen würde. KOELLIKER hat sorgfältig das mikrochemische Verhalten der Saamenfäden studirt, und fand nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten bei verschiedenen Thieren, während FRERICHS ausdrücklich das identische Verhalten bei Karpfen, Hähnen und Kaninchen hervorhebt. Die Saamenfäden der Säugethiere sind nach KOELLIKER unlöslich in concentrirter Schwefelsäure, concentrirter Salpetersäure (welche sie etwas gelb färbt), concentrirter Essigsäure (selbst beim Kochen) und kalter concentrirter Salzsäure; Kochen mit Salzsäure macht die Körper sehr blass, während die Schwänze dadurch verkürzt werden und schrumpfen; Zucker und Schwefelsäure färbt blos die Zwischenflüssigkeit, nicht die Saamenfäden purpurroth. Aetzende Alkalien lösen sie auf, doch besonders die Körper selbst im concentrirten Zustande nur langsam; in kohlensauren Alkalien sind sie nach KOELLIKER selbst beim Kochen unlöslich, während Andere sie sich auflösen sahen. Weit weniger resistent fand KOELLIKER die Saamenelemente des Frosches, besonders die Fäden. Letztere lösen sich in Essigsäure schon in der Kälte, die Körper bleiben aber auch hier selbst beim Kochen mit Essigsäure ungelöst, wenn auch aufgequollen und blass zurück. Salpeter- und Salzsäure lösen die Fäden leicht, die Körper sehr schwer; in Alkalien sind beide ziemlich leicht löslich. Aehnlich verhalten sich die Saamenfäden der Fische, von denen KOELLIKER hervorhebt, dass sie durch Jod gelb und bei Zusatz von Schwefelsäure braunroth gefärbt werden. Karpfensaamen, welcher drei Tage in einer 1 % Lösung von schwefelsaurem Natron gestanden hatte, enthielt ausgezeichnete nervenmarkähnliche Tropfen,

VIRCHOW's „Myelin";[2] dieselben Gebilde kamen zum Vorschein, wenn der Rückstand des alkoholischen Extractes frischen Ochsensaamens mit Wasser behandelt wurde. Daraus schliesst KOELLIKER, dass der Saamen eine dem Gehirnfett ähnliche Substanz enthalte, und das „Quellungsvermögen desselben" vielleicht die Veränderungen der Saamenfäden durch Wasser erkläre. So interessant dieser Befund, so dürfen wir uns doch nicht verhehlen, dass damit nichts gewonnen ist; geben wir selbst zu, dass die im Saamen sich ausscheidenden Tropfen identisch mit VIRCHOW's Myelin, so weiss doch Jeder, dass dieses Myelin nichts weniger als eine bekannte chemische Substanz, höchst wahrscheinlich nicht einmal, wie KOELLIKER anzunehmen scheint, ein einfaches Fett ist, dass auch die Gehirnfette noch äusserst dürftig bekannte Substanzen sind. Wichtiger und brauchbarer wäre es, wenn sich GOBLEY's[3] Behauptung, dass der Fischsaamen Glycerinphosphorsäure präformirt enthalte, bestätigte. Die beschriebenen Reactionen der Saamenfäden gegen Säuren und Alkalien gestatten leider auch keinen bestimmten Schluss; KOELLIKER meint, dass die Fäden bei den Fröschen und Fischen wahrscheinlich aus einem Proteinkörper bestehen, nicht aber die Grundsubstanz der Körper, die sich in ihrem Verhalten mehr der Kernsubstanz, theilweise auch dem elastischen Gewebe nähere, Vermuthungen, denen ebenfalls wenig Werth beigelegt werden kann. Der Reichthum der Saamenfäden an Mineralbestandtheilen ergiebt sich aus der Thatsache, dass bei vorsichtigem Einäschern von Saamenfäden auf einer Glasplatte die Asche in Gestalt der ursprünglichen Körper zurückbleibt. Es soll die Asche nach FRERICHS 5,21 % betragen, und neben freier Phosphorsäure besonders phosphorsauren Kalk enthalten.

Was die Zwischenflüssigkeit betrifft, so fand FRERICHS dieselbe klar, von neutraler Reaction, die ersten Portionen des Filtrats enthielten keinen, wohl aber die letzten einen durch Hitze coagulirbaren Eiweisskörper. Der beim Trocknen zurückbleibende Rückstand ist in Wasser zum Theil unlöslich, der von Wasser bewirkte Niederschlag löst sich in verdünnten Alkalien, wird daraus durch Essigsäure gefällt, durch Ueberschuss derselben wieder gelöst, ferner gefällt durch concentrirte ätzende und kohlensaure Alkalien. Nach KOELLIKER gerinnt das Filtrat reinen mit Wasser verdünnten Hodensecretes nicht beim Kochen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Zwischenflüssigkeit einen Eiweisskörper enthält, welcher im reinen Hodensecret nur in sehr geringen Mengen enthalten ist, durch die accessorischen Secrete demselben in grösserer Menge zugeführt wird, und dem ejaculirten Saamen wahrscheinlich die Eigenschaft, an der Luft zu gelatiniren ertheilt. Es ist aber kein Grund vorhanden, diese Substanz mit VAUQUELIN für einen specifischen Proteinkörper, den er Spermatin nennt, oder mit HENLE für gerinnbaren Faserstoff zu halten; höchst wahrscheinlich ist es das in anderen thierischen Säften vorkommende Natronalbuminat. Die Mineralbestandtheile der Zwischenflüssigkeit sind die des Blutserums; FRERICHS fand in der Asche Chloralkalien, phosphorsaure und schwefelsaure Alkalien und phosphorsaure Erden. Die Gegenwart phosphorsaurer Magnesia ist

durch die reichliche Bildung von Tripelphosphatkrystallen bei der spontanen Zersetzung des Sperma dargethan.

[1] Vergl. Vauquelin, in Berzelius' *Lehrb. d. Chemie*, Bd. IX. pag. 634; Frerichs, Wagner u. Leuckart, Art.: *Semen* in Todd's *Cyclop.*; Koelliker, *physiol. Studien über Saamenflüssigkeit, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VII. pag. 201; Lehmann, *Lehrb. d. phys. Chemie*, Bd. II. pag. 301. — [2] Virchow, *Arch. f. pathol. Anatomie*, Bd. VI. pag. 562. — [3] Gobley, *Ann. d. Chemie u. Pharmacie*, Bd. LX. pag. 275.

MÄNNLICHE ZEUGUNGSEINRICHTUNGEN.

§. 294.

Bei den männlichen Individuen ist ebensowenig, wie bei den weiblichen, mit der Bereitung des Keimstoffes der ihnen zugefallene Theil der Zeugungsgeschäfte erschöpft. Bei dem Menschen und einer grossen Anzahl von Thieren liegt dem Manne die Verpflichtung ob, den bereiteten Saamen unter geeigneten Verhältnissen in die weiblichen Geschlechtsorgane überzuführen, um dort die aus ihren Bildungsstätten gelösten Eichen zu befruchten. Die Befruchtung innerhalb des weiblichen Organismus, mithin die eben genannte Zeugungsthätigkeit des Mannes, ist begreiflicher Weise überall da nothwendig, wo entweder, wie bei Mensch und Säugethieren, das befruchtete Ei seinen ganzen Entwicklungsprocess innerhalb des mütterlichen Organismus zu durchlaufen hat, oder wo es auf seinem Wege von seiner Bildungsstätte zur Aussenwelt für den Saamen impermeable accessorische Umhüllungen erhält, oder endlich, wo die beiderseits nach aussen entleerten Stoffe in dem äusseren Medium sich leicht verfehlen, mithin beide, ohne ihren Zweck zu erfüllen, zu Grunde gehen würden. Alle für die Ueberführung des Saamens in die weiblichen Geschlechtsapparate bestimmten Organe werden mit dem Namen männliche Begattungswerkzeuge bezeichnet; Beschaffenheit und Einrichtung derselben ist sehr mannigfach. Das Begattungsorgan des Menschen und der Säugethiere ist das sogenannte männliche Glied, oder Ruthe, *penis*; es stellt dasselbe einen cylindrischen, von einem als Fortsetzung des Saamenleiters und als Harnweg dienenden Kanal durchbohrten, ausserordentlich gefässreichen Leibesanhang von eigenthümlichem Bau dar, welcher durch eine eigenthümliche Veränderung, die sogenannte Erection, eine der weiblichen Scheide entsprechende Form und gewisse für die Zwecke der Begattung nothwendige physikalische Eigenschaften erhält, welcher ferner an der Oberfläche seines vordersten Theiles, der Eichel, mit zahlreichen sensibeln Nervenendigungen versehen ist, deren bei der Begattung herbeigeführte Erregung auf reflectorischem Wege die Entleerung des Saamens vermittelt.

Der Penis besteht bekanntlich aus drei „cavernösen" Körpern, den beiden Schwellkörpern (oder Zellkörpern) der Ruthe und dem Schwellkörper der Harnröhre; letzterer überragt die ersteren

mit seinem vorderen verdickten kegelförmigen Ende, der Eichel, an deren Spitze die in seiner Achse verlaufende Harnröhre sich öffnet. Der eigenthümliche Bau dieser Schwellkörper ist kurz folgender.[1] Jeder besteht aus einer äusseren derben Faserhaut und einem dieselbe ausfüllenden schwammigen Gewebe, d. h. einem dichten Netzwerk nach allen Seiten sich durchkreuzender Bälkchen und Fäserchen, und dem dazwischen befindlichen Maschenwerk kleiner rundlicher oder länglicher eckiger Hohlräume, welche sämmtlich untereinander communiciren und daher in jedem Schwellkörper ein einziges zusammenhängendes Kanalsystem bilden. Dieses Kanalsystem führt venöses Blut, und ist seiner Bedeutung nach ein Venensystem, welches sein Blut aus den in den Bälkchen verlaufenden Arterien erhält, und dasselbe in wenige aus den Schwellkörpern hervortretenden Venenstämmchen durch kurze Emissarien sammelt. Die Balken bestehen durchweg aus einer bindegewebigen Grundmasse, in welche nach Koelliker's Entdeckung zahlreiche glatte Muskelfasern, contractile Faserzellen eingebettet sind. In der Achse der Balken verlaufen geschlängelt die Arterien, verzweigen sich, und schicken von ihren feinsten Zweigen aus kurze nicht miteinander communicirende Capillarästchen in die die Balken umgebenden Venenräume. Aeusserlich sind die Balken von einem Epithel, dem gewöhnlichen Pflasterepithel der Veneninnenhaut überkleidet. In den Wurzeln der Schwellkörper finden sich die von J. Mueller entdeckten „rankenförmigen Arterien", *arteriae helicinae*, büschelförmig zusammenstehende, rankenartig gewundene Arterien, welche nach Mueller mit kolbigen Enden blind endigen sollten, nach Koelliker aber von diesen kolbigen Enden feine Gefässchen abgeben, welche wie die Ausläufer der übrigen Arterien in den Venensinus endigen.[2]

Das so beschaffene männliche Begattungsorgan wird zur Ausübung seiner Function durch die auf bestimmte Veranlassungen eintretende Veränderung, die Erection, fähig.[3] Die Erection besteht in einer beträchtlichen Volumenzunahme des Penis, wobei derselbe eine vollkommene Steifheit und beträchtliche Härte erlangt, zugleich in Folge der weniger nachgiebigen Anhaftung seines Hautüberzuges nach oben aus seiner herabhängenden Lage sich aufrichtet und eine schwach gebogene (auf der Bauchseite concave) Form, welche der des weiblichen Scheidenkanals entspricht, annimmt. Die nächste Ursache dieser Veränderung ist unzweifelhaft eine beträchtliche Blutüberfüllung der venösen Hohlräume, wie einfach durch den Umstand bewiesen wird, dass man an der Leiche den Penis durch Injection seiner Blutgefässe in die vollkommenste Erection versetzen kann. Wie aber diese Blutüberfüllung zu Stande kommt, welche Momente direct oder mittelbar die Ausdehnung der Venenräume herbeiführen, ist noch immer, trotz vielfacher Experimente, nicht mit Sicherheit ermittelt. Wird die Blutüberfüllung durch vermehrten Zufluss, oder durch gehemmten Abfluss, oder durch beide zugleich bedingt, und wodurch werden diese wiederum verursacht? Viele ältere Erklärungsversuche, die Annahme eines activ erectilen Gewebes (Chaussier und Adelon), die Behauptung, dass die *musculi bulbo-*

und *ischiocavernosi* durch Contraction die Wurzeln der Schwellkörper comprimiren und dadurch Blutstocken und Erection herbeiführen (Krause) bedürfen keiner speciellen Widerlegung mehr. Seit der Entdeckung der glatten Muskelfasern in den Balken lag es nahe, eine Beziehung dieser activen Bewegungsorgane zur Erection zu vermuthen, indessen ist von allen auf diese Elemente begründeten Erectionstheorien keine einzige thatsächlich erwiesen, keine ohne gewichtige Bedenken. Eine ganze Reihe dieser Hypothesen stimmt insofern überein, als sie eine Contraction der glatten Muskeln auf irgend eine Weise die Blutüberfüllung herbeiführen lassen. So glaubte Herberg, dass diese Muskeln an den Wurzeln des Gliedes die Ausgänge der Venen verschliessen, die *arteriae profundae* dagegen erweitern, mithin gleichzeitig den Abfluss hemmen, den Zufluss befördern sollten. Valentin meinte ursprünglich, dass die Balkenmuskeln durch ihre Contraction eine Erweiterung des Venensinus bewirken könnten, scheint sich aber selbst von der physikalischen Unmöglichkeit dieser Muskelwirkung überzeugt zu haben, indem er neuerdings für wahrscheinlicher hält, dass eine Contraction der in den Wänden der venösen Abzugskanäle enthaltenen Muskeln eine Verengerung des Abflussweges und dadurch Blutstauung bedinge. Kobelt läugnet active Contractionen der Abzugskanäle des Blutes, glaubt aber, dass dieselben sich durch eine Art Ventilvorrichtung schliessen können, indem er beobachtete, dass Injectionsmasse oder auch Luft, welche er durch eine schiefe Einstichsöffnung in die *corpora cavernosa* brachte, nicht aus ihnen durch die abführenden Venen entwich. Allen diesen Theorien steht die von Koelliker gegenüber, eine Theorie, welche aber freilich ebenso ohne alle thatsächlichen Beweise dasteht, und wenn auch manches für sich, doch gewichtige Bedenken auch gegen sich hat. Nach Koelliker beruht die Erection nur auf einem vermehrten Blutzufluss durch die erweiterten Arterien, bei gleichzeitig erweiterten venösen Sinus, ohne Hemmung des Abflusses. Die Erweiterung der Arterien und Venen ist aber nach ihm die Folge einer Erschlaffung der fortwährend in mittlerer Contraction begriffenen Balkenmuskeln, während deren vermehrte Contraction nothwendig eine Verkleinerung des Gliedes durch Verengerung seiner Blutgefässe herbeiführen muss. Geben wir den Vordersatz zu, dass die Penismuskeln sich in continuirlichem Tonus befinden, so lässt sich gegen Koelliker's Schlussfolgerungen an sich nichts einwenden. Kälte, welche erregend auf andere glatte Muskeln, z. B. das Scrotum oder die Haarbälge der Haut wirkt, verkleinert den Penis beträchtlich, indem sie nach Koelliker die Contraction der Balkenmuskeln nicht herbeiführt, sondern nur vermehrt. Erschlaffen die Muskeln durch irgend welchen Einfluss vollständig, so muss nothwendig eine Verlängerung aller Balken und dadurch Vergrösserung aller von den Balken eingeschlossenen Hohlräume die Folge sein, ebenso nothwendig muss diese Raumvergrösserung einen vermehrten Blutzufluss bedingen. Die Verlängerung der Balken soll aber auch direct insofern den Blutzufluss befördern, als durch sie die Mündungen der kleinen Arterienausläufer in die Sinus erweitert, und

durch Geradestreckung der vorher geschlängelten Arterien deren Widerstand gegen den Blutstrom verringert wird. Gleichzeitig aber soll ferner der vermehrte Zufluss durch Erschlaffung der ebenfalls im Tonus befindlichen glatten Muskeln der Arterienwände selbst herbeigeführt werden. Endlich hält Koelliker auch eine Erweiterung der Arterien durch die Ausdehnung des Balkengewebes für möglich, indem er sich darauf bezieht, dass z. B. auch die Harnröhre bei der Erection erweitert werde. Eine besondere Hemmung des Abflusses ist nach ihm nicht nöthig zur Erection, es sei eine solche gewissermaassen schon dadurch bedingt, dass sich die spärlichen Abzugskanäle mit der Vergrösserung der cavernösen Bluträume im Innern nicht entsprechend vermehren oder erweitern; er giebt aber die Möglichkeit zu, dass bei der Ausdehnung des Gliedes die schief austretenden Emissarien an der Austrittsstelle in gewissem Grade comprimirt werden.

Ich habe mich früher bemüht, die Bedenken, welche dieser Theorie entgegenstehen, auseinanderzusetzen, indem ich vor Allem hervorhob, dass jene continuirliche, nur während der Erection zeitweilig in Erschlaffung übergehende Contraction der Balkenmuskeln weder erwiesen noch wahrscheinlich sei, da zur Zeit kein einziger wirklicher Beweis für die Existenz eines continuirlichen Tonus bei irgend einem Muskel vorlag. Erwiesen ist nun dieser Tonus der Balkenmuskeln auch heutzutage keineswegs, allein er ist seitdem wenigstens in beträchtlichem Grade wahrscheinlicher, seine Annahme überhaupt erst statthaft geworden, seitdem die oben (pag. 1048) weitläufig erörterten Beweise für die Existenz eines Tonus der Arterienmuskeln durch die Experimente von Bernard u. A. geliefert worden sind. Die constante Erweiterung der Arterien nach Durchschneidung der Gefässnerven lässt sich vorläufig kaum anders als durch die Annahme einer solchen stetigen Contraction der Gefässmuskeln, welche mit dem Wegfall des sie beherrschenden Nerveneinflusses in Erschlaffung übergeführt wird, erklären. Seitdem dieser Beweis für eine bestimmte Klasse von glatten Muskeln geführt ist, liegt die Möglichkeit nahe, dass auch andere glatte Muskeln ein analoges Verhalten zeigen, und demnach muss Koelliker's Vordersatz jetzt mindestens als eine statthafte Hypothese gelten. Allein es ist mit dieser Hypothese weder Alles erklärt, noch dieselbe gegen alle Einwände gesichert. Noch immer halte ich für einen gewichtigen Einwand den Umstand, dass sich der Penis nach dem Tode, mit welchem doch sicher auch der Tonus vernichtet wird, nicht erigirt, oder, wenn man hier die Gerinnung des Blutes und seine dadurch bedingte Behinderung, den vergrösserten Raum auszufüllen, als Ursache des Nichteintretens der Erection gelten lassen will, warum erigirt sich nicht jedes abgeschnittene Stückchen Penis, in welchem doch die Luft den zunehmenden Raum ausfüllen könnte? Jedenfalls fehlt noch jeder directe Beweis für Koelliker's Erschlaffungstheorie. Ein solcher wäre geführt, wenn ein gleiches Experiment mit gleichem Erfolg angestellt wäre, wie die, auf welche sich jetzt die Annahme des Arterientonus stützt, wenn mit Bestimmtheit die motorischen Nervenfasern der Balkenmuskeln aufgefunden und die Erection als con-

stante Folge ihrer Durchschneidung beobachtet wäre. Sollte übrigens bei Durchschneidung gewisser zum Penis gehender Nerven Erection wirklich eintreten, so bliebe immer noch der schwierige Beweis zu führen, dass die primäre Folge der Durchschneidung Erschlaffung der Balkenmuskeln und nicht vielleicht blos der Arterienmuskeln sei, da ja recht wohl denkbar ist, dass die auf letzterem Wege herbeigeführte Arterienerweiterung allein die Erection hervorbringen könnte. Allein weder Koelliker noch irgend Jemand hat einen solchen Experimentalbeweis geliefert, wohl aber ist erwiesen, dass Durchschneidung der *nervi dorsales penis* beim Pferde keine Erection bewirkt, im Gegentheil nach dieser Operation überhaupt keine Erection mehr eintritt (Haussmann und Guenther). Dieses negative Resultat ist aber auch kein unumstösslicher Gegenbeweis gegen Koelliker, da nicht dargethan ist, dass die genannten Nerven die motorischen Fasern der Balkenmuskeln enthalten. Es ist überhaupt die Frage nach der Art der Nerventhätigkeit, durch welche die Erection eingeleitet wird, durchaus noch nicht genügend zu beantworten. Es steht fest, dass der Nerveneinfluss, welcher direct die Steifung des Gliedes bedingt, auf irgend eine Art vom Rückenmark ausgeht, sei es, dass er dort primär entsteht, sei es, dass er auf reflectorischem Wege ausgelöst wird, oder der Anstoss vom Gehirn aus erfolgt. Es führen daher auf der einen Seite wollüstige Sinneseindrücke, wollüstige Vorstellungen, auf der anderen Seite Druck auf das Rückenmark, oder Verletzung desselben (daher regelmässige Erection bei Erhängten und Enthaupteten), endlich Reizung der sensibeln Nervenenden der Eichel (vielleicht auch der sensibeln Nerven der Mastdarmschleimhaut) zur Erection. Von welcher Art ist aber der primär oder secundär vom Rückenmark ausgehende Nerveneinfluss? Koelliker hat hierauf mit einer geistreichen Hypothese geantwortet. Nach seiner Theorie können die Nervenfasern, welche das Rückenmark, während es Erection einleitet, in Erregung versetzt, nicht die Motoren der Balkenmuskeln sein. Es bleiben daher nur zwei Annahmen offen: entweder es entspringen vom Rückenmark die motorischen Fasern der Balkenmuskeln und werden von dort her beständig in einem gewissen geringen Grad der Erregung, der den Tonus der Muskeln bedingt, unterhalten; dann entsteht die Erection, wenn die erregende Thätigkeit dieser Centra im Rückenmark sistirt wird, sei es durch den centripetal geleiteten Erregungszustand der sensibeln Eichelnerven, sei es vom Hirn aus; in letzterem Falle wäre die Hemmung der Erregung der motorischen Balkennerven ein Analogon der Hemmung der vom Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen animaler Muskeln durch den Willen. Oder die vom Rückenmark entspringenden Penisnerven verhalten sich zu den Balkenmuskeln wie die Vagusfasern zum Herzmuskel, oder die Splanchnicusfasern zu den Dünndarmmuskeln, sind Hemmungsnerven, während die motorischen Fasern der Balkenmuskeln von den zahlreichen sympathischen Ganglien, welche Fäden zu den Schwellkörpern abgeben, entspringen. Letztere Annahme ist es, mit welcher Koelliker selbst die Entstehung der Erection erläutert, indem er diesen Vorgang dem Stillstand des Herzens in der Diastole bei

Reizung des Vagus an die Seite stellt, durch die vom Rückenmark ausgehende Erregung der Hemmungsnerven den von den Ganglien des Sympathicus ausgehenden stetigen Bewegungsantrieb inhibirt werden lässt. So scharfsinnig diese Hypothese, so ist es doch eben nur eine Hypothese, weder gestützt auf den Nachweis eines ähnlichen anatomischen Verhaltens der fraglichen Spinalfasern zu den Ganglien, wie es für die Vagusfasern zu den Herzganglien wenigstens wahrscheinlich gemacht ist, noch bis jetzt erwiesen durch ein dem Weber'schen Vagusversuch, oder dem Pflueger'schen Splanchnicusversuch entsprechendes Experiment. Unter diesen Verhältnissen durfte Koelliker's Theorie der Erection nicht als feststehende Erklärung wiedergegeben werden; die ausführliche Kritik derselben entschuldige ich damit, dass es meines Erachtens in einem Lehrbuche mehr als irgendwo Pflicht ist, Hypothesen und erwiesene Thatsachen streng auseinander zu halten, bei jeder Hypothese das Für und Wider unbefangen abzuwägen.

Auf eine specielle Beschreibung der verschiedenen Arten und Formen der Begattungsorgane in der Thierreihe können wir nicht eingehen. Nur so viel, dass ein in Gestalt und Einrichtung dem menschlichen Penis entsprechendes Organ eigentlich nur den Säugethieren zukommt, aber auch hier schon vielfache Abweichungen zeigt, so z. B. dass zuweilen ein besonderer Ruthenknochen, um dem Penis die erforderliche Steifheit zu geben, zwischen die *corpora cavernosa* eingeschaltet ist. Bei der Mehrzahl der Vögel ist das Begattungsorgan sehr wenig entwickelt, ist nirgends von einem Kanal durchbohrt, höchstens mit einer Rinne versehen, in welcher der Saamen aus der männlichen in die weibliche Kloake überfliesst, stellt bei vielen nur eine warzenförmige Erhebung dar, welche zur sicheren Aneinanderheftung der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen dient. Am ersten zeigt noch das beim Strauss vorhandene, in der Kloake verborgene, daraus hervorstreckbare Organ Aehnlichkeit mit der menschlichen Ruthe. Unter den Amphibien besitzen nur wenige Begattungsorgane; bei den Sauriern und Schlangen kommt eine doppelte Ruthe zur gleichzeitigen Einführung in beide Eileiter vor. Bei den Fischen fehlt selbst bei den Arten, bei welchen innere Befruchtung stattfindet, jedes eigentliche Begattungsorgan. Mannigfach sind die betreffenden Einrichtungen bei den wirbellosen Thieren, bei welchen nicht immer ein besonderes Organ vorhanden ist, sondern häufig andere Körpertheile als Werkzeuge zur Ueberführung des Saamens in die weiblichen Genitalien verwendet werden. Wir erinnern an die röhrenförmige Verlängerung des hinteren Leibesendes bei den Hexapoden, an die rinnenförmige Aushöhlung der Afterfüsse bei einigen Krebsen, an die in der Mitte des Leibes befindliche gestielte Blase bei den Libellen, an die Verwendung der Unterkiefertaster zu Saamenträgern bei den Spinnen u. s. w.

Was die übrigen männlichen Geschlechtseigenthümlichkeiten [4] anlangt, so bestehen dieselben beim Menschen in weniger auffallenden Verschiedenheiten von den analogen Bildungen des weiblichen Organismus, lassen sich alle auf geringe Unterschiede des Wachsthums und der Ernährung zurückführen. Dass es überhaupt keine männliche

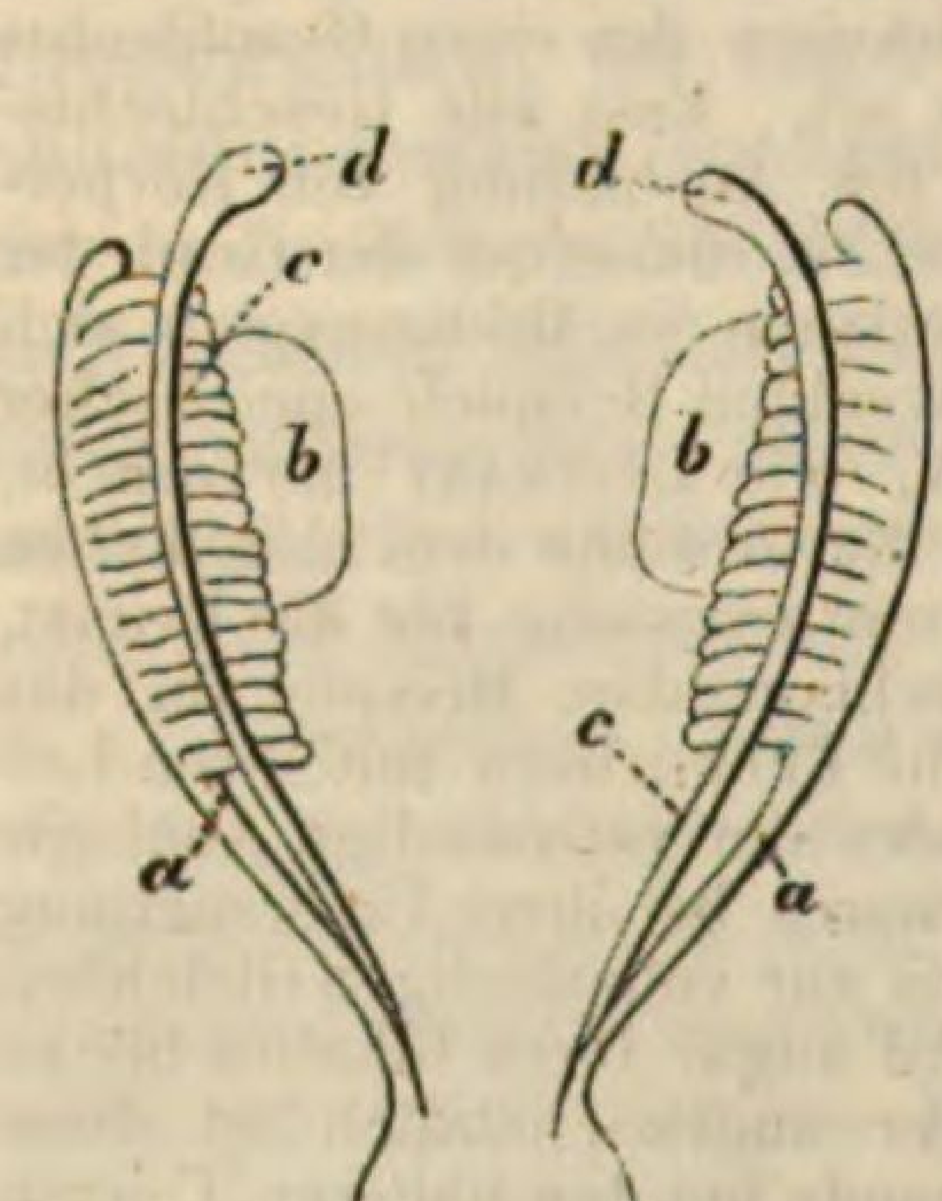
Geschlechtseigenthümlichkeit giebt, welche nicht ein vollständiges Analogon beim Weibe hätte, haben wir schon oben erörtert; auch der Penis des Mannes ist keine ihm eigenthümliche Bildung, sondern vollkommen identisch mit der Clitoris des Weibes, aus derselben embryonalen Anlage, wie diese, durch eine wenig modificirte Umgestaltung und intensiveres Wachsthum hervorgegangen. Der männliche Geschlechtshabitus des menschlichen Körpers zeigt sich in der überwiegenden Entwicklung der Bewegungsorgane, Knochen und Muskeln, in der kräftigeren Ausbildung und etwas abweichenden Gestaltung des Thorax, der geringeren Breite und anderweitigen geringen Formverschiedenheiten des Beckens, der ungleich beträchtlicheren Entwicklung des Kehlkopfes in seinen Knorpeln und Bändern, deren grössere Dimensionen die tiefere Lage und den eigenthümlichen Klang der männlichen Stimme bedingen, in dem stärkeren Wachsthum der Barthaare. Wenn für manche dieser Eigenthümlichkeiten Zweck und Zusammenhang mit den Zeugungsgeschäften unerklärlich scheint, so giebt es doch keinen schlagenderen Beweis für ihr Bedingtsein durch die Gegenwart männlicher Keimdrüsen, als die bekannte Thatsache, dass sie bei Castraten nicht zur Ausbildung, oder wenn sie schon vorhanden waren, theilweise zur Rückbildung kommen. Bei Castraten behält der Kehlkopf seine kleinen Dimensionen, daher auch Lage und Klang der weiblichen Stimme, die Bartentwicklung fällt weg, Rumpf und Glieder nähern sich dem oben beschriebenen weiblichen Habitus. Von welcher Art das organische Abhängigkeitsverhältniss zwischen Kehlkopf und Hoden, lässt sich nicht einmal vermuthen. Die Bedeutung mancher dieser Eigenthümlichkeiten für die männlichen Zeugungsaufgaben leuchtet besser bei den Thieren, bei welchen sie in höherem Grade vorhanden sind, ein. So ist eine weit verbreitete Auszeichnung der männlichen Thiere die Ausstattung mit besseren Bewegungsorganen, oft sogar mit eigenthümlichen, bei den Weibchen nur andeutungsweise vorhandenen Locomotionsapparaten (z. B. die Flügel der männlichen Schildläuse). Der Zweck dieser Auszeichnung erklärt sich offenbar aus den Pflichten der Männchen, die Weibchen zur Begattung aufzusuchen, oder Nahrung für die junge Brut herbeizuschaffen, oder dieselbe auch gegen Feinde zu vertheidigen. Für letzteren Zweck sind den Männchen oft noch besondere Waffen in Hörnern, Geweihen u. s. w. gegeben. Auch die Begabung mit besseren Stimmmitteln treffen wir häufig bei männlichen Thieren, in auffallender Weise bei vielen Vögeln, offenbar zu dem Zweck der Kundgebung für das brünstige Weibchen und ihrer Anlockung zur Begattung. Für letzteren Zweck scheint auch die nicht seltene Bevorzugung der Männchen in Bezug auf den Körperschmuck, wie sie sich z. B. in der grösseren Federpracht männlicher Vögel zeigt, zu dienen, vielleicht auch die eigenthümlichen durch intensiven Geruch ausgezeichneten Drüsensecrete, welche hier und da bei den Männchen sich finden. Auch während der Begattung selbst zu verwendende eigenthümliche Reizapparate kommen vor; man betrachtet z. B. als solchen den sogenannten Liebespfeil der Helicineen. Endlich sind noch als männliche Begattungseinrichtungen die vielfachen Apparate

zum Ergreifen und Festhalten der Weibchen während des Coitus zu erwähnen; es dienen als solche theils die gewöhnlichen Greifwerkzeuge des Körpers in ursprünglicher oder passend modificirter Gestalt, theils besondere Vorrichtungen, wie z. B. die Haftwärzchen an den Vorderextremitäten der männlichen Frösche. Im Gegensatz zum Menschen stehen bei der Mehrzahl der Thiere die männlichen Individuen an Körpergrösse den weiblichen nach und zwar oft beträchtlich. Es lässt sich diese Eigenthümlichkeit einfach aus ökonomischen Verhältnissen erklären; auffallende relative Grösse der Weibchen findet sich besonders bei hohen Fruchtbarkeitsgraden, es scheint also die Production grosser Massen Bildungsmaterials einen ausgedehnteren individuellen Haushalt zu verlangen, als die Erzeugung der auch bei der grössten Fruchtbarkeit verhältnissmässig geringen Menge des männlichen Keimstoffes.[5]

[1] Koelliker, *das anatom. und physiolog. Verhalten der cavernösen Körper u. s. w.*, *Verh. d. Würzb. Ges.* 1851, Bd. II. pag. 121. — [2] Ueber die Natur und Bestimmung der von Mueller entdeckten rankenförmigen Arterien sind sehr verschiedene Ansichten laut geworden. Eine Zeit lang war man geneigt, sie gänzlich zu läugnen, indem man die dafür erklärten Gebilde theils für zerrissene, nur scheinbar blind endigende Arterien (Valentin, Henle), theils sogar für losgerissene Bälkchen hielt. Dass sie nicht, wie man zur Zeit ihrer Entdeckung vermuthete, in wesentlicher Beziehung zum Vorgang der Erection stehen, geht schon daraus hervor, dass sie bei vielen Säugethieren vermisst werden. Indessen lässt doch gerade das von Koelliker ermittelte Verhalten, der plötzliche Uebergang weiter in sehr enge Gefässe kaum für eine andere Vermuthung Raum, als dass es hydraulische Vorrichtungen sind, wenn sich auch Art und Zweck ihres Einflusses auf die Blutströmung in den Schwellkörpern nicht mit Sicherheit angeben lässt. — [3] Ueber die Theorie der Erection vergl. Valentin, *über d. Verl. der Blutgef. im Penis des Menschen u. einiger Säugethiere*, Mueller's *Arch.* 1838, pag. 182; *Lehrb. d. Phys.* Bd. II. 3, pag. 27; Herberg, *de erectione penis*, Leipzig 1844; Kobelt, *die männlichen u. weiblichen Wollustorgane*, Freiburg i. Br. 1844; Koelliker a. a. O.; Funke, *Forts. v.* Guenther's *Phys.* Bd. II. pag. 1074. — [4] Vergl. Leuckart a. a. O. pag. 746. — [5] Wir haben in der vorstehenden Erörterung der Eigenthümlichkeiten, welche der thierische Organismus durch das Geschlecht erhält, wiederholt hervorgehoben und theilweise bewiesen, dass keine dieser Eigenthümlichkeiten des einen Geschlechts eine specifische, ohne Analogon im anderen Geschlecht sei. Fast alle Geschlechtsverschiedenheiten reduciren sich auf Verschiedenheiten der Ausbildung von Körpertheilen, welche beiden Geschlechtern gemeinsam sind, sei es, dass nur der Grad der Ausbildung verschieden ist, sei es, dass auch Modificationen im Bildungsplan sich zeigen. Die wenigen Ausnahmen von diesem Gesetze, die wenigen Beispiele specifischer männlicher oder weiblicher Geschlechtsattribute betreffen, wie Leuckart hervorhebt, durchweg nur Gebilde von temporärem Bestand. So sind die Geweihe dem männlichen Hirsch allein eigenthümlich, entwickeln sich aber auch nur zeitweilig für die Brunst, während welcher sie zu fungiren bestimmt sind. Das schlagendste Beispiel für das Gesetz bieten die eigentlichen Geschlechtsorgane selbst, die Keimdrüsen mit ihren Leitungswegen und die Begattungsorgane beider Geschlechter; die vollständige Analogie dieser Theile ist bei gewissen niederen Thieren ohne Weiteres bei ihrer Untersuchung im fertigen Zustande klar, ja sie geht in einzelnen Fällen bis zur vollständigen Gleichheit männlicher und weiblicher Keimdrüsen, Leitungswege und sogar ihres Inhaltes bis zu gewissen Zeitpunkten (Nematoden). Bei Weitem weniger augenscheinlich ist diese Analogie der Geschlechtswerkzeuge im ausgebildeten Zustande bei den höheren Thieren und dem Menschen, leicht und vollständig leuchtet sie aber auch hier aus der Betrachtung ihrer Entwicklung im Embryo ein, welche wir daher in gedrängtem Abriss hier mittheilen wollen. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane, innere wie äussere, entwickeln sich bei Säugethieren und Menschen aus gewissen bei allen Embryonen identischen Anlagen. Mit anderen Worten: der Embryo ist nicht nur bis zur Entstehung dieser ersten Anlage, sondern auch während er dieselben in ihrer ersten Form besitzt, geschlechtslos, geschlechtlich indifferent, kann sich je nach der Art später auftretender Umstände eben so gut zum männlichen als zum weiblichen Individuum ent-

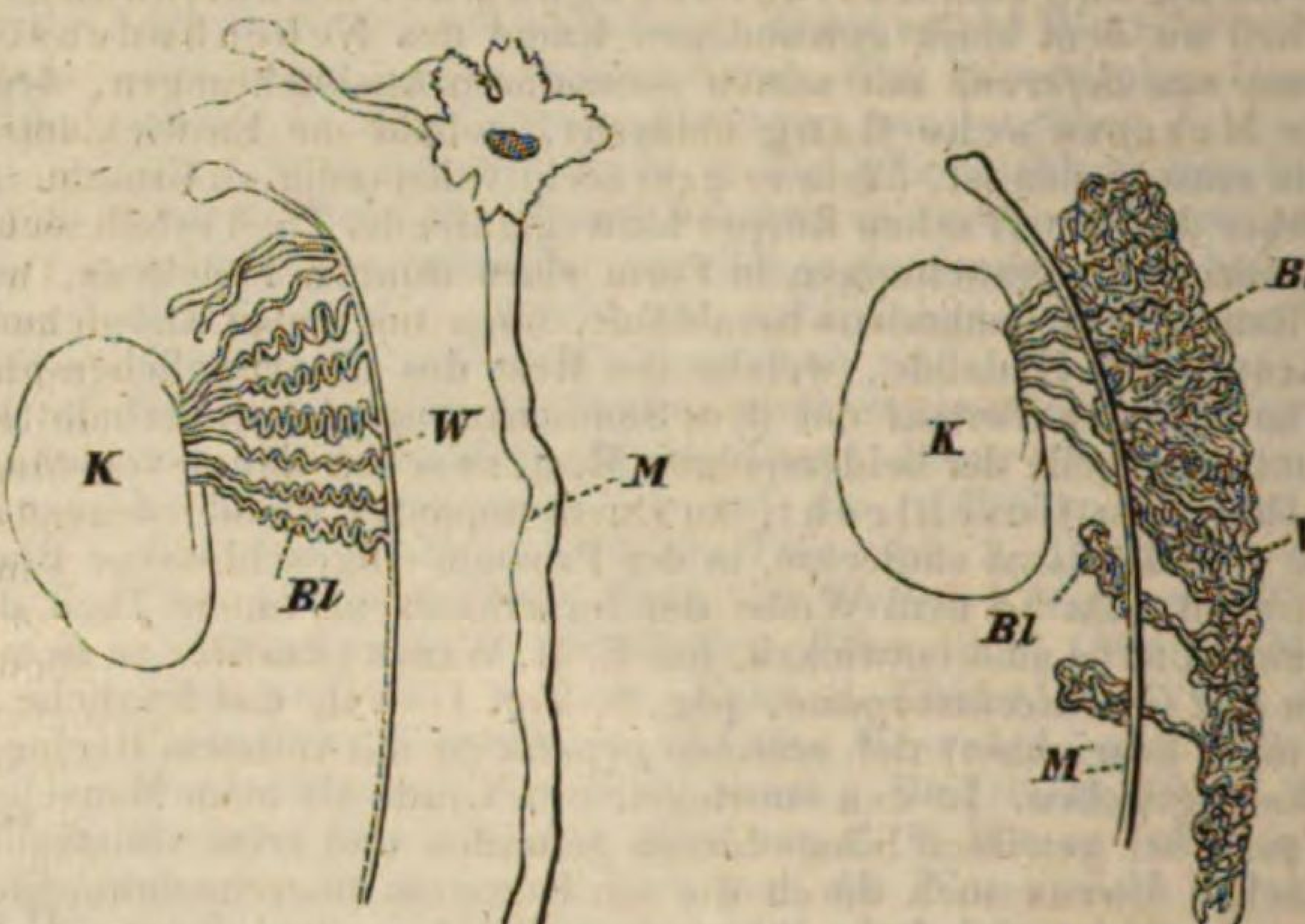
wickeln. Die Natur der Momente, welche diese Differenzirung bestimmen, kennen wir so gut wie gar nicht, vermuthen nur, dass sie in äusseren Umständen begründet sind; dass keine grossen tief eingreifenden Verschiedenheiten der Einflüsse, welche hier einen männlichen, dort einen weiblichen Geschlechtsapparat aus der indifferenten Uranlage schaffen, nothwendig sind, lehrt die Entwicklungsgeschichte, indem sie zeigt, wie gering die Modificationen des Bildungsganges in beiden Fällen sind. Die indifferente Anlage der inneren Geschlechtsapparate besteht aus folgenden Theilen. In der Bauchhöhle zu beiden Seiten der Wirbelsäule entwickeln sich in ziemlich früher Zeit die sogenannten Wolff'schen oder Oken'schen Körper (Primordialnieren, Jacobson, Urnieren, Rathke), die ersten Drüsen des Embryos, und zwar ihrer Bedeutung nach Nieren, welche vor der Entstehung der wahren Nieren die ersten Auswurfsstoffe des Stoffwechsels eliminiren. Jeder solche Wolff'sche Körper besteht aus einem langen hohlen Gang, dem Wolff'schen Gang *a*, welcher oben mit einer bläschenförmigen Anschwellung *b* blind endigt, und mit seinem unteren Ende in die Allantoisblase einmündet. An der inneren Seite des oberen Stückes dieses Ganges entspringt eine Anzahl kurzer, einander parallel verlaufender, geschlängelter Blinddärmchen *c*, welche von zahlreichen (stellenweise Glomeruli bildenden) Blutgefässen umsponnen sind. Da eine specielle Entwicklungsgeschichte der Organe nicht in unserem Plane liegt, können wir uns auf eine nähere Beschreibung dieser interessanten Organe nicht einlassen, wir verweisen auf die trefflichen Arbeiten von Rathke, *Beiträge zur Geschichte der Thierwelt*, 3. Abth., *Schriften d. naturf. Ges. zu Danzig* 1825; *Entw. der Natter*, Königsberg 1839; J. Mueller, *Bildungsgesch. der Genitalien*, Düsseldorf 1830 (u. Meckel's *Arch.* 1829, pag. 65); v. Baer, *Entw. d. Thiere*, Bd. I. pag. 63; Bischoff, *Entw. der Säugethiere und des Menschen*. pag. 342; Kobelt, *der Nebeneierstock des Weibes etc.*, Heidelberg 1847; die erste Entdeckung dieser Körper rührt von C. F. Wolff (*theoria generationis, Halis* 1774, §. 229) her. Ursprünglich hielt man die Wolff'schen Körper für die Anlagen der bleibenden Nieren, bis Rathke nachwies, dass letztere hinter ihnen aus einem selbstständigen Zellenhäufchen entstehen; nur bei den nackten Amphibien persistirt nach Wittich's Entdeckung die Wolff'sche Drüse zeitlebens als Niere (Wittich, *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. IV. pag. 125 u. 168). Die Function derselben als embryonales Ausscheidungsorgan ist für Mensch, Säugethiere und Vögel nur eine interimistische, provisorische; ihre Endbestimmung erfüllen sie, indem sie sich auf gleich zu beschreibende Weise zu einem Theile des Genitalapparates umgestalten. Am inneren Rande jedes Wolff'schen Körpers *a* entwickelt sich ein kleines längliches, bohnen- oder nierenförmiges Zellenhäufchen, einem Theil der Blinddärmchen dicht anliegend, *b*. Gleichzeitig entsteht ein Anfangs solider, später hohl werdender Faden, der sogenannte Mueller'sche Faden oder Gang *c*, welcher über die vordere Fläche der Blinddärmchen der Wolff'schen Drüsen nach innen von dem Wolff'schen Gange herablaufend, oben mit einem Kölbchen *d* beginnt, mit seinem unteren Ende sich um den Wolff'schen Gang herumschlägt, um neben oder hinter ihm in die Allantoisblase einzumünden. Diese drei Theile: Wolff'scher Körper, das nierenförmige Zellenhäufchen und der Mueller'sche Gang, bilden die erste indifferente Grundlage der inneren Geschlechtsorgane in gleicher Weise bei allen Embryonen; keine präformirte Eigenthümlichkeit verräth, ob sie später zu männlichen oder weiblichen Theilen werden. Die Art und Weise, wie diese Umwandlung geschieht, die specielle Metamorphose der einzelnen Theile bei dem einen und anderen Geschlecht sind lange streitig gewesen, jetzt aber vor Allem durch die Forschungen von J. Mueller, Rathke und Kobelt in ihren Hauptpunkten über alle Zweifel festgestellt und zwar folgendermaassen. Bei der Entwicklung männlicher Organe wird das Zellenhäufchen *b* zum Hoden, indem seine Zellen sich zu querverlaufenden Reihen ordnen und diese Reihen zu den Saamenkanälchen sich umwandeln. Diejenigen Blinddärmchen des Wolff'schen Körpers, welche mit ihren Enden dem



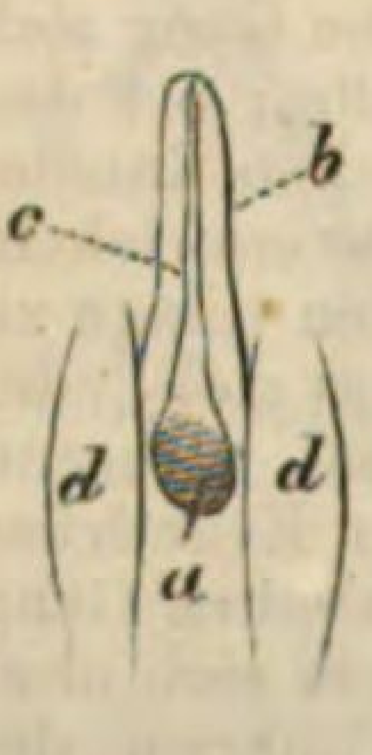


Hoden anliegen, treten mit ihm und seinen Kanälen in Verbindung, und bilden so jedes für sich ein *vas efferens* desselben, welches sodann durch Wachsthum und knäuelförmige Schlängelung seines vom Hoden abgewendeten Anfangsstückes zu einem *conus vasculosus* des Nebenhodens sich umgestaltet. Die oberen Blinddärmchen des Wolff'schen Körpers, welche mit ihren blinden Enden den Hoden nicht erreichen, verkümmern und gehen zu Grunde; Reste von ihnen finden sich zuweilen als rudimentäre Bläschen noch auf dem Nebenhoden. Die unteren ebenfalls dem Hoden nicht anliegenden Blinddärmchen verkümmern auch in der Regel, einzelne von ihnen entwickeln sich aber in ähnlicher Weise, wie die *vasa efferentia*, weiter, wachsen, bilden Knäuel, und stellen so die sogenannten *vasa aberrantia Halleri* des Nebenhodens dar. Der Wolff'sche Gang wird zum Ausführungsgang der männlichen Keimdrüse, sein oberer Theil zu dem stark gewundenen Kanal des Nebenhodenschwanzes, sein unterer zum *vas deferens* mit seinen secundären Ausbuchtungen, den Saamenblasen. Der Mueller'sche Gang obliterirt, sobald die Entwicklung männlicher Sexualapparate entschieden ist, allein er geht nicht vollständig zu Grunde. Sein oberer ursprünglich über den Wolff'schen Körper hinweglaufender Theil erhält sich wenigstens häufig nach Kobelt's Untersuchungen in Form eines dünnen Fädchens, welches über den vorderen Rand des Nebenhodens herabläuft, oben mit einem Knöpfchen, der sogenannten Morgagni'schen Hydatide, welche der Rest des ursprünglichen Endkölbchens ist, beginnt, im weiteren Verlauf mit dem Saamenstrang sich innerhalb des Beckens verliert. Die unteren Theile der beiderseitigen Mueller'schen Gänge verschmelzen, wie bei dem weiblichen Geschlecht, zu einem unpaaren Kanal, dessen Rest im Erwachsenen die von Morgagni entdeckte, in der Prostata eingeschlossene Blase, *vesicula prostatica*, darstellt. Da bei dem Weibe der verschmolzene untere Theil der Mueller-schen Gänge zum Uterus sich entwickelt, hat E. H. Weber (*Zusätze zu dem Bau u. den Verrichtungen der Geschlechtsorgane*, pag. 5, *Taf.* I—VII, das fragliche Bläschen in allen Figuren mit *u* bezeichnet) der *vesicula prostatica* mit vollstem Rechte den Namen *uterus masculinus* gegeben. In weit entwickelterem Grade als beim Menschen ist dieses Organ von Weber bei gewissen Säugethieren gefunden und seine vollständige Identität mit dem weiblichen Uterus auch durch die mit letzterem übereinstimmende Form constatirt worden. So findet sich beim Biber ein weiblicher *uterus bicornis*, demgemäss bildet auch der rudimentäre männliche Uterus eine lange in zwei blind und spitz endigende Hörner auslaufende Blase. Die Bildung der weiblichen inneren Genitalien aus der beschriebenen indifferenten Anlage geht auf folgende Weise vor sich. Das Zellenhäufchen *b* wird zur weiblichen Keimdrüse, dem Ovarium, indem seine Zellen durch zwischengelagertes Bindegewebe sich zu discreten Einzelhäufchen, der Anlage der Follikel sondern. Während dieser Umwandlung legt sich der Wolff'sche Körper horizontal mit aufwärts gerichteten Blinddärmchen, so dass die Keimdrüse über ihm zu liegen kommt, später wendet sich die Keimdrüse nach unten. Die dem Ovarium anliegenden, in einen seichten Einschnitt desselben hineinragenden Blinddärmchen beginnen wie beim männlichen Geschlecht zu wachsen, sich zu schlängeln, jedes für sich einen *conus vasculosus* zu bilden, treten aber nicht mit den Drüsenelementen in offene Communication, wie die *vasa efferentia* beim Mann. Die Gesammtheit dieser vom Hilus des Ovariums ausstrahlenden Knäuel bildet das sogenannte Rosenmueller'sche Organ, *parovarium*, welches bei erwachsenen Menschen und Säugethieren häufig in der das Ovarium enthaltenden Bauchfellfalte deutlich aufzufinden, und daher das unzweifelhafte Analogon des männlichen Nebenhodens ist. (Vergl. Kobelt a. a. O. *Taf.* I, *Fig.* 3, *Taf.* II, *Fig.* 8.) Die übrigen Blinddärmchen des Wolff'schen Körpers verkümmern wie beim Manne. Während nun aber bei letzterem der Wolff'sche Gang sich zum Ausführungsgang der Keimdrüse ausbildet, verkümmert er beim Weibe; bei den Wiederkäuern finden sich seine Reste in Gestalt der sogenannten Gartner'schen Kanäle, welche oberhalb des Nebeneierstockes in der Bauchfellfalte verlaufen. Dafür entwickeln sich beim weiblichen Geschlecht die beim Manne obliterirenden Mueller'schen Gänge zu den Eileitungsorganen in folgender Weise. Durch sein Wachsthum schlägt sich jeder dieser Gänge über den verkümmernden Wolff'schen Gang hinweg, so dass, während ursprünglich der Mueller'sche Gang zwischen dem Wolff'schen und der Keimdrüse lag, nun umgekehrt der Wolff'sche Gang zwischen Eierstock und Mueller'schen Gang zu liegen kommt. Der obere Theil des letzteren wird zur *tuba Fallopii*, indem sich ohnweit seines blinden Endes eine Oeffnung bildet, deren Ränder zu den Fimbrien der Tubamündung auswachsen, während das ursprüngliche blinde Ende auch bei Erwachsenen häufig als ein gestieltes, der Tuba anhängendes Bläschen sich noch vorfindet. Die unteren Theile der beiderseitigen Mueller'schen Gänge verwachsen zu einem un-

paaren Kanal, der sich mehr und mehr erweitert, seine Wände verdickt, und indem er an einer Stelle eine Einschnürung erhält, zu Uterus und Scheide wird. Bei einigen Thieren werden auch die nächsten an die verschmolzenen Theile angränzenden Stückchen der Gänge zur Uterusbildung verwendet, es entsteht dann ein sogenannter *uterus bicornis*, oder der verwachsene Theil wird nur zur Scheide, und so entsteht durch selbstständige Erweiterung beider angränzender Gangparthien ein *uterus duplex*. Zum besseren Verständniss der erörterten geschlechtlichen Differenzirung der indifferenten Anlage geben wir folgende schematische Zeichnungen, rechts die inneren Genitalien des Mannes, links die des Weibes, die analogen Theile beiderseits mit gleichen Chiffern



bezeichnet (*K* Keimdrüse, *W* Wolff'scher Gang, *Bl.* Wolff'sche Blinddärmchen, *M* Mueller'scher Gang). Der Unterschied der Bildung der inneren Genitalien bei beiden Geschlechtern reducirt sich demnach darauf, dass beim Manne der Wolff'sche, bei der Frau der Mueller'sche Gang zum Ausführungsgang der Keimdrüse wird, beim Manne der umgestaltete Wolff'sche Körper als Nebenhode bleibende Bedeutung erhält, bei der Frau als Nebeneierstock verkümmert, aber jeder Theil des männlichen oder weiblichen Apparates hat im anderen Geschlecht sein in Ursprung und Form analoges Seitenstück. Ganz ebenso verhält es sich mit den äusseren Genitalien (vergl. Ecker, *Ic. Taf.* II), auch hier findet sich eine einfache, bei allen Embryonen identische Anlage, welche durch äusserst geringfügige Modificationen ihres Entwicklungsganges zu den anscheinend so verschiedenen Organen des männlichen und weiblichen Geschlechtes sich gestaltet. Am hinteren Leibesende des Embryo bildet sich durch die ursprünglich geschlossene Rumpfwandung eine Oeffnung, durch welche Anfangs gemeinschaftlich die Allantois und das hintere Ende des Darmrohres nach aussen münden. Später wird durch Bildung des Mittelfleisches diese Kloakenbildung aufgehoben, eine Darmöffnung als After von der vor ihr gelegenen Oeffnung der Allantois geschieden; da um diese Zeit die Allantois ebensowohl die Enden der Harnleiter als die Ausführungsgänge der Keimdrüsen (Wolff'sche oder Mueller'sche Gänge) in ihr Anfangsstück aufnimmt, wird diese nach aussen sich öffnende Parthie der Allantois *sinus urogenitalis* genannt. Vor der Oeffnung *a* desselben entwickelt sich bei allen Embryonen ein kleines Wärzchen *b*, welches zu einem länglichen Cylinder mit einer vorderen etwas abgeschnürten Anschwellung auswächst, und längs seiner Unterfläche eine rinnenförmige Aushöhlung *c* erhält, die sich in die Oeffnung des Sinus verliert. Zu beiden Seiten der Oeffnung erheben sich darauf ein Paar längliche Hautwülste *d d*. So weit ist die Bildung bei allen Embryonen dieselbe; erst die weiteren Umwandlungen der genannten Gebilde gehen bei beiden Geschlechtern auseinander. Entscheidet sich der Entwicklungsgang zum männlichen Geschlecht, so wird der



cylindrische Anhang *b* zum Penis, die Wülste *dd* zum Hodensack, indem sie durch Wachsen in der Mitte sich nähern und über der Oeffnung *a* verwachsen; die Verwachsungslinie persistirt als Raphe zeitlebens. Gleichzeitig erheben sich auch die Ränder der Rinne *c*, wölben sich über dieser zusammen und verwachsen ebenfalls, so dass die den Penis durchbohrende geschlossene Urethra entsteht. Entsteht ein weibliches Individuum, so wird der cylindrische Anhang, indem er in seiner Entwicklung relativ zurückbleibt, zur Clitoris, die beiden Wülste, welche getrennt bleiben, zu den grossen Schaamlippen; die Rinne an der Unterfläche des Cylinders schliesst sich nicht, sondern erweitert sich nach *a* zu, ihre Ränder dehnen sich aus und bilden so die kleinen Schaamlippen oder Nymphen. Schliesslich verkürzt sich bei der Frau der sogenannte *sinus urogenitalis* so weit, dass er zum *atrium vaginae* wird, in welchem einerseits die aus den MUELLER'schen Gängen entstandene Scheide, andererseits das zur Harnröhre verengte Anfangsstück der zur Harnblase gewordenen Allantoisparthie nach aussen sich öffnet. Bei den männlichen Embryonen steigen später (beim Menschen im 8. Monat) die in der Bauchhöhle gebildeten Hoden in das Scrotum herab. Dieser *descensus testiculorum* geschieht nach E. H. WEBER's trefflichen Beobachtungen (MUELLER's *Arch.* 1847, pag. 403) auf ganz wunderbare Weise. Der Hode liegt in der Spitze einer dreieckigen Bauchfellfalte, *mesorchium*, von deren Platten bis auf ein kleines Stück fest umwachsen (*tunica albuginea*); die Basis des Dreiecks befindet sich an der hinteren Bauchwand und reicht unten bis zu der Stelle, wo später der Leistenkanal durch die Bauchwandungen sich bildet. Dies geschieht, indem sich zwischen den Bündeln der Bauchmuskeln an dieser Stelle eine Blase entwickelt, welche in die Länge wächst, und zwar mit ihrer unteren Hälfte in die entsprechende Seite des Scrotums hinein, mit ihrer oberen Hälfte zwischen die beiden Blätter des *mesorchium*, an dem vorderen freien Rande der Falte bis zum Hoden in die Höhe. Dieser obere in der Bauchfellfalte verlaufende Theil der Blase stellt das sogenannte *gubernaculum Hunteri*, Leitband des Hodens dar. Der Descensus erfolgt, indem sich dieser obere Theil der Blase in den unteren, im Scrotum befindlichen, einstülpt, und dabei sowohl den angewachsenen Theil der Bauchfellfalte, als den Hoden nach sich zieht. Die Einstülpung beginnt nicht von der in der Nähe des Hodens befindlichen Spitze der Blase aus, sondern an der mittleren zwischen den Bauchmuskeln befindlichen Stelle. Oeffnen wir nach vollendeter Einstülpung eine Hälfte des Scrotum *a*, so stossen wir zunächst auf den ursprünglich in dasselbe hineingewachsenen Theil der Blase *b*, sodann auf den umgestülpten Theil *c* (*b* und *c* gehen in der Leistenöffnung ineinander über), sodann auf den eingestülpten Theil der Bauchfellfalte *d*, endlich auf den nicht mit umgestülpten, dem Hoden als Albuginea fest angewachsenen Theil des Bauchfells *e* und den Hoden *f* selbst. Der umgestülpte Peritonealcylinder *d* schnürt sich später, wie die punktirten Linien andeuten, ein, obliterirt und trennt sich bei *g*; der Rest der unteren Hälfte mit der Spitze *g* erhält sich als *processus vaginalis* am Hoden.



Aus der beschriebenen Umgestaltung der einfachen Uranlage zu männlichen und weiblichen äusseren Genitalien geht deutlich hervor, dass die weiblichen gewissermaassen eine in allen Theilen zurückgebliebene niedere Entwicklungsstufe der männlichen darstellen, die Clitoris eine verkümmerte Ruthe, die grossen Schaamlippen ein verkümmertes Scrotum, die kleinen Schaamlippen die nicht zur Schliessung gelangten Ränder der männlichen Harnröhre sind. Es ereignet sich nun nicht selten, dass auch bei männlichen Embryonen, d. h. also bei der Entwicklung der Keimdrüsenanlage im Innern zu Hoden, einzelne oder alle Glieder der äusseren Genitalanlagen zurückbleiben, der Penis nicht auswächst, seine Rinne sich nicht schliesst (Hypospadia), die Wülste nicht in der Mitte zusammenwachsen, und die Hoden nicht in sie herabsteigen, kurz vollständig auf der niedrigeren weiblichen Form stehen bleiben. Individuen mit derartigen Hemmungsbildungen werden häufig für weibliche gehalten, bis eine genauere Untersuchung, angeregt durch den Mangel der Menses oder männlichen Habitus des ganzen Körpers, männlicher Stimme u. s. w., zur Erkenntniss des männlichen Geschlechts führt, indem sich der Mangel der Scheide, zuweilen auch die Gegenwart von Hoden in den vermeintlichen Schaamlippen herausstellt. Oft ist nur durch die Section ein entscheidender Beweis zu führen, und zwar durch genaue Untersuchung der Keimdrüsen und ihres Secrets. Es kommt aber auch vor,

dass bei Gegenwart männlicher Keimdrüsen die MUELLER'schen Gänge statt zu obliteriren, ganz in weiblicher Weise fortwachsen, ihr unteres verschmolzenes Ende zu einem vollständig weiblich geformten Uterus und Scheide sich ausbildet (vergl. E. H. WEBER, *Zusätze, Taf.* V, *Fig.* 9), also durch abnorme Weiterentwicklung weiblichen Habitus annimmt, während die äusseren Theile durch Zurückbleiben die weibliche Form simuliren. Auf der anderen Seite kommt bei Entwicklung der Keimdrüsenanlagen zu Ovarien eine abnorme Weiterentwicklung der äusseren Genitalien, penisartige Länge der Clitoris, geschlossene Rinne an ihrer Unterseite, Verwachsung der grossen Schaamlippen, selbst Herabsteigen der Ovarien in dieselben, kurz vollständig männlicher Habitus einzelner oder aller äusserer Theile vor. Alle derartige Missbildungen der inneren und äusserlichen Genitalien, welche so einfach theils als Hemmungsbildungen, theils als übermässige Bildungen sich erklären, sind in früherer Zeit als Zwitterbildungen mit Unrecht gedeutet worden. Wahrer Hermaphroditismus, d. h. gleichzeitige Anwesenheit männlicher und weiblicher Keimdrüsen, welche allein das Geschlecht charakterisiren, ist bei Menschen und Säugethieren noch niemals nachgewiesen worden. Ein näheres Eingehen auf einzelne interessante Fälle der Art würde uns zu weit führen.

VOM MÄNNLICHEN GESCHLECHTSLEBEN.

§. 295.

Zur Zeit der Geburt befinden sich bei dem Menschen die männlichen Keimdrüsen und ihr Product etwa auf gleicher Entwicklungsstufe, wie die weiblichen; wie die Follikel der Ovarien bereits junge Eier mit allen wesentlichen Attributen enthalten, werden die Saamenkanälchen von den entsprechenden jungen männlichen Keimzellen erfüllt. Allein auch hier verharren diese Keimzellen noch geraume Zeit in unverändertem Zustand, bevor sie durch Furchung und endogene Bildung von Saamenfäden zum befruchtungsfähigen Saamen sich umwandeln. Wie das Weib, so wird auch der Mann erst mit einem gewissen Lebensalter zur Ausübung seiner Functionen im Haushalt der Gattung fähig; die von Geburt an vorgebildeten Keimdrüsen und übrigen Geschlechtsorgane erhalten erst nach Vollendung des individuellen Organismus ihre vollkommene Reife und Ausstattung, weil dann erst in dem Budget des individuellen Haushaltes eine solche Reduction eintritt, dass eine Erübrigung des Luxusmaterials für die Zeugung möglich wird. Etwa im 15. bis 16. Lebensjahre beginnen, wie bei der Frau, die allgemeinen Geschlechtseigenthümlichkeiten des Körpers sich auszubilden und die Geschlechtsorgane selbst für ihre künftige Thätigkeit sich vorzubereiten; im 17. bis 18. Lebensjahre, also etwas später als bei der Frau in unserem Klima, ist die Geschlechtsreife vollendet, ohne dass ein so charakteristisches Zeichen, wie die erste Menstruationsblutung, den Eintritt der Zeugungsfähigkeit des Mannes nach aussen kund giebt. Es bedarf keiner speciellen Beschreibung der Veränderungen, welche in dieser Epoche der geschlechtlichen Reifung vor sich gehen, da sie schon bei Erörterung der weiblichen Pubertät und der männlichen Geschlechtseigenthümlichkeiten genannt sind. Die Ausprägung der specifisch männlichen Formen- und Grössenverhältnisse der einzelnen Körpertheile, die vorwiegende Ernährung der activen und passiven Bewegungsorgane, die plötzliche Vergrösserung der Dimensionen des Kehlkopfes und seiner Bänder, die Entwicklung der Bart-

haare und Schaamhaare, endlich das Wachsthum des Penis, die Turgescenz der Hoden verrathen zur Genüge die Nähe der männlichen Pubertät. Die Vorgänge in den Keimdrüsen selbst sind bis zu einem gewissen Punkte denen in den Ovarien analog (bei niederen Thieren sogar identisch). Es tritt auch hier eine spontane Lösung der reifen männlichen Keimzellen ein, und mit der Lösung die erste Reihe ihrer weiteren Umwandlungen in Gestalt der sogenannten Furchung, welche auch das Ei nach seiner Lösung durchläuft. Hier aber endet der Parallelismus, die nun in den Tochterzellen eintretende Saamenfädenbildung hat kein Analogon in den weiblichen Keimzellen. Das männliche Geschlechtsleben des Menschen, welches seinen Anfang von der ersten Ausbildung beweglicher Saamenfäden datirt, zeichnet sich durch zwei Eigenthümlichkeiten vor dem weiblichen aus. Erstens ist die Saamensecretion eine stetige, nicht, wie die weibliche Eireifung, eine periodische, so dass der Mann zu jeder Zeit eine Saamenentleerung herbeiführen kann. Zweitens ist der männlichen Zeugungsfähigkeit keine so bestimmte frühe Gränze gesetzt, wie der weiblichen; es kann unter günstigen Umständen die Production befruchtungsfähigen Saamens bis zum natürlichen Tode fortdauern, wenn auch im höheren Alter in geringerem Grade, ein Unterschied, welcher insofern erklärlich erscheint, als der Organismus auch bei der im höheren Alter nothwendigen Einschränkung die geringfügige Ausgabe, welche die Hodenthätigkeit veranlasst, wohl bestreiten kann, während er für die weiblichen Zeugungsausgaben, d. h. die Ernährung von Eiern bis zur vollendeten Ausbildung eines neuen Individuums insolvent wird. Anders verhält es sich bei den Thieren. Hier finden wir durchgehends auch bei dem männlichen Geschlecht eine periodische Saamenbereitung, eine periodische Brunst. Dieselbe fällt natürlich bei jeder Gattung genau in dieselbe Zeit, wiederholt sich eben so oft wie die weibliche; es gelten daher für ihren Eintritt und ihre Wiederkehr, für die äusseren und inneren Verhältnisse, von welchen diese abhängen, die oben bei Erörterung der weiblichen Brunst gegebenen allgemeinen Andeutungen.

VIERTES KAPITEL.

VON DER BEFRUCHTUNG.

ALLGEMEINES.

§. 296.

Als das Wesen der geschlechtlichen oder doppelgeschlechtlichen Zeugung ist im Eingange dieses Buches (pag. 1194) die Entstehung neuer Individuen aus „befruchteten Eiern“ bezeichnet, die Vereinigung des

männlichen Geschlechtsstoffes mit dem Inhalt der Eizellen als *conditio sine qua non* für die vollständige Durchführung der Entwicklungsvorgänge der letzteren erklärt worden. Bevor wir uns zu einer genauen Analyse der Erscheinungen, Mittel und Bedingungen dieser Vereinigung beider Geschlechtsstoffe und des Wesens der befruchtenden Einwirkung, welche dem Saamen zuerkannt wird, wenden, müssen wir versprochenermaassen noch einmal die ausserordentlich wichtige Frage erörtern, ob wirklich ausnahmslos unter allen Umständen, bei allen Thieren die Befruchtung der Eier durch Saamen absolut unumgängliche Bedingung der Entwicklung ist, oder ob nicht ausnahmsweise wenigstens eine Eizelle die jederzeit spontan mit der spontanen Lösung begonnenen Umgestaltungen unter gewissen Bedingungen ohne Beihülfe von Saamen bis zum physiologischen Ziele, der vollendeten Ausbildung eines neuen Individuums, durchführen könne. Man bezeichnet die fragliche Entstehung neuer Individuen aus unbefruchteten Eiern mit dem Namen Parthenogenesis (Owen) oder *Lucina sine concubitu.* Wir haben oben eine vorläufige Erklärung über diesen Punkt dahin abgeben zu müssen geglaubt, dass zwar noch keine einzige Thatsache vorliege, welche mit unantastbarer Beweiskraft eine Parthenogenesis constatire, aber ebensowenig die Unmöglichkeit derselben erweislich sei. Seitdem ist die ganze Frage in eine neue Epoche getreten, indem v. Siebold[1] zuerst das Vorkommen einer wahren Parthenogenesis bei gewissen Insecten auf so schlagende Weise durch unzweideutige Beobachtungen dargethan hat, dass auch der penibelste Skepticismus keinen irgend beachtungswerthen Zweifel mehr erheben kann. Ja noch mehr, es hat sich herausgestellt, dass die Parthenogenesis bei gewissen Thieren nicht blos ein zufälliges Ausnahmsereigniss ist, sondern für den Teleologen als ein nothwendiges, zweckmässig den Plänen des Gattungshaushaltes angepasster Vorgang erscheinen muss; früher vollkommen dunkle Räthsel in der Fortpflanzungsgeschichte gewisser Insecten, besonders der Bienen, sind glänzend gelöst mit dem Nachweis der jungfräulichen Zeugung. Auf der anderen Seite ist aber nachdrücklich hervorzuheben, dass durch diese Entdeckungen keineswegs die wahre doppelgeschlechtliche Zeugung entwerthet ist, keineswegs der männliche Saamen überhaupt die Bedeutung eines wesentlichen Bedingungsgliedes der Zeugung verloren, die untergeordnete Rolle eines entbehrlichen Unterstützungsmittels der Eientwicklung erhalten hat. Es wäre ein voreiliger, gänzlich unbegründeter Schluss, wollten wir die Tragweite der von Siebold ermittelten Thatsachen in dem Sinne über die ganze Thierreihe ausdehnen, dass wir überall die Möglichkeit einer Fortpflanzung durch Parthenogenesis, einer vollkommenen Erhaltung der Gattung ohne active Betheiligung männlicher Individuen annähmen. Im Gegentheil lehren Siebold's Beobachtungen, dass auch bei denjenigen Thieren, bei welchen die Parthenogenesis wirklich vorkommt, dieselbe nur zu ganz bestimmten, durch die eigenthümlichen socialen Verhältnisse der betreffenden Thiere gebotenen Zwecken vorhanden, und ihr neben der Zeugung durch befruchtete Eier eine bestimmte einseitige Rolle zuertheilt worden,

nicht aber etwa der Eintritt oder der Wegfall der Saameneinwirkung für die Schicksale der Eier gleichgültig ist. Nichts in diesen Beobachtungen berechtigt uns im Entferntesten, bei irgend einem anderen Thiere den Saamen ebenfalls auf Halbsold zu setzen, ihm nur eine Bedeutung für gewisse Eier zuzuerkennen, wie dies aus den speciellen Betrachtungen deutlich hervorgehen wird.

Zunächst müssen wir noch den Begriff der Parthenogenesis etwas genauer, anderen Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzung gegenüber, feststellen, welche in die Kategorie des Generationswechsels gehören. Mit Recht hebt v. Siebold die Nothwendigkeit einer strengen Auseinanderhaltung beider hervor. Bei der wahren Parthenogenesis sind es unverkümmerte, mit allen wesentlichen Geschlechtsapparaten ausgerüstete weibliche Individuen, welche ohne vorhergegangene Begattung unbefruchtete entwicklungsfähige Eier produciren, während bei dem Generationswechsel die Fortpflanzung durch geschlechtslose ammen- oder larvenartige Individuen vermittelt wird. v. Siebold hebt als Beispiel für letzteren die wunderbare Vermehrung der Blattläuse hervor, bei welchen von getrennten vollkommenen männlichen und weiblichen Individuen geschlechtslose Individuen hervorgebracht werden, und letztere aus sich heraus eine Reihe von Generationen derselben Beschaffenheit erzeugen, bis endlich wieder eine Generation doppelgeschlechtlicher Individuen entsteht. Der Parthenogenesis gegenüber charakterisirt sich diese Fortpflanzung der Aphiden dadurch, dass jene lebendig gebärenden Individuen von wahren weiblichen Blattläusen ganz verschieden organisirt sind, dass diejenigen Organe, die sogenannten „Keimstöcke", welche ohne Zutritt einer Befruchtungsmischung aus den in ihnen entstehenden sogenannten Keimkörpern Brut erzeugen, wesentlich von den Eierstöcken der wahren Weibchen, in welchen die nur nach vorhergegangener Befruchtung sich entwickelnden Eier entstehen, differiren. Der Mangel sogenannter *receptacula seminis*, welche allen Insectenweibchen zukommen, bildet einen weiteren Grundunterschied der Blattlausammen (v. Steenstrup) von den Blattlausweibchen, zeigt zur Evidenz, dass erstere überhaupt nicht begattungs- und befruchtungsfähig sind, mithin die Bezeichnung Parthenogenesis, welche nothwendig ihren Gegensatz involvirt, auf sie nicht anwendbar ist.[2]

Das klarste in jeder Beziehung interessanteste Beispiel wahrer Parthenogenesis liefert die Fortpflanzungsgeschichte der Honigbiene. Einem geistvollen praktischen Bienenzüchter, Pfarrer Dzierzon,[3] gebührt das hohe Verdienst, zuerst das Chaos unklarer, falscher und widersprechender Vorstellungen, welche über die geschlechtlichen Verhältnisse im Bienenhaushalt herrschten, durch scharfe Beobachtungen gelichtet und auf diese Beobachtungen hin die richtige Theorie der Bienenzeugung ausgesprochen zu haben. v. Siebold hat dieser Theorie eine exactere wissenschaftliche Form nach eigenen Beobachtungen und anatomischen Untersuchungen gegeben, und einen entscheidenden directen Beweis für ihren Hauptsatz, die Entwicklung der männlichen Bienen aus unbefruchteten Eiern, geliefert. Wir können hier nur ein kurzes Resumé

der Thatsachen und Beweise geben. Jeder Bienenhaushalt besteht bekanntlich aus drei Arten von Individuen, der Bienenkönigin oder Weisel, den Drohnen und den Arbeitsbienen. Die Königin ist ein vollkommnes weibliches Individuum, die Drohnen sind die männlichen Bienen, die Arbeitsbienen durch mangelhafte Ernährung verkümmerte Weibchen mit verkümmerten Eierstöcken, nur andeutungsweise vorhandenem *receptaculum seminis* und so mangelhaften Begattungsorganen, dass sie der Begattung mit Drohnen überhaupt unfähig sind. Nach alten Erfahrungen belegt die Bienenkönigin, deren enorme Productivität wir bereits oben angeführt haben, die von den Arbeitern erbauten Zellen mit Eiern, und zwar wunderbarer Weise so, dass regelmässig aus den in die weiten Zellen gelegten Eiern männliche Individuen, aus den in die engen Zellen gelegten dagegen weibliche sich entwickeln. Dies war das grosse Räthsel im Bienenhaushalt: Wie vermag die Königin männliche und weibliche Eier zu sondern? Von welchen Momenten hängt das hier offenbar prädestinirte Geschlecht des aus einem Eie sich entwickelnden Nachkommen ab? Ein nicht minder räthselhaftes Factum war, dass flügellahme Königinnen unter allen Umständen nur Drohnenbrut erzeugen, auch die Arbeiterzellen mit Eiern, die zu männlichen Individuen sich entwickeln, besetzen; ferner, dass bejahrte Königinnen schliesslich ebenfalls das Vermögen, weibliche Eier zu legen, verlieren. Diese Räthsel sind gelöst durch folgende Theorie Dzierzon's: Die zu Drohnen sich entwickelnden Eier sind unbefruchtete, jedes befruchtete Ei entwickelt sich zu einem weiblichen Individuum, welches entweder zur Arbeiterin oder Königin aufgezogen wird. Die Königin begattet sich stets ausserhalb des Stockes in der Luft; sie begiebt sich zu diesem Zweck auf den sogenannten Hochzeitsflug, auf welchem sie eines der sie umschwärmenden brünstigen Männchen zulässt. Sie kehrt von dem Hochzeitsfluge mit deutlichen Zeichen der stattgefundenen Begattung heim; diese Zeichen bestehen theils in dem Offenstehen der bei jungfräulichen Königinnen verschlossenen äusseren Geschlechtsöffnung, theils in der häufig nachgewiesenen Gegenwart der steckengebliebenen abgerissenen männlichen Begattungsorgane in ihrer Scheide, vor Allem aber in der Anfüllung des sogenannten *receptaculum seminis* mit einer schon dem blossen Auge erkennbaren milchigen Flüssigkeit, welche unter dem Mikroskop Massen der charakteristischen beweglichen Saamenfäden zeigt, während bei jungfräulichen Königinnen diese Blase constant nur von einer durchsichtigen gallertartigen Flüssigkeit ohne Formelemente erfüllt ist. Diese einmalige Begattung versorgt die Königin für mehrere Jahre mit befruchtungskräftigem Saamen, wie die 4—5 Jahre lang darin aufzufindenden beweglichen Saamenfäden beweisen. So lange dieser Saamenvorrath reicht, hat die Königin das Vermögen, willkührlich männliche oder weibliche Eier zu legen, eine unbefruchtete Königin, oder eine solche, deren Saamenvorrath erschöpft oder unwirksam geworden ist, legt nur noch männliche Eier. Die im Eierstock der Königin erzeugten Eier sind, wie überall, sämmtlich von gleicher Beschaffenheit, nicht etwa

durch irgend welche Eigenthümlichkeiten bereits in männliche und weibliche gesondert. Das Geschlecht des Embryos hängt davon ab, ob das gelöste Ei bei seinem Wege an der Saamentasche vorüber durch eine willkührliche Action der Königin etwas Saamen beigemengt erhält, oder nicht; im ersteren Falle entwickeln sich ausnahmslos Weibchen, im zweiten Falle Männchen; wo kein Saamen in der Tasche sich befindet, nur Männchen. Die Beweise für diese Entstehung der männlichen Bienen durch Parthenogenesis sind mannigfach und schlagend; wir heben kurz das Wichtigste hervor. Die ausnahmslose Drohnenbrütigkeit der flügellahmen Königinnen rührt, wie Dzierzon richtig erkannt, von dem Mangel männlichen Saamens in ihrem *receptaculum seminis* her, und dieser begreiflicherweise von der Verhinderung am Hochzeitsfluge durch die Verkrüppelung ihrer Flugwerkzeuge; der Einwand, dass bei flügellahmen Königinnen ausnahmsweise die Begattung im Stocke stattfinde, aber übersehen werde, ist unhaltbar, wegen des Mangels des untrüglichen Kennzeichens des Coitus, der mit Sperma gefüllten Saamentasche. Es sind aber auch directe Versuche angestellt worden; v. Berlepsch hat im Herbst, wo keine Drohnen existiren, Königinnen frisch ausbrüten lassen, und sich überzeugt, dass dieselben im Frühjahr massenhafte Drohnenbrut erzeugten; zum Ueberfluss ist ihr jungfräulicher Zustand noch durch die Section von Leuckart constatirt worden. Ein weiterer Beweis liegt in der häufig gemachten Beobachtung, dass in weisellosen Stöcken unter Umständen einzelne Arbeiter Eier legen, welche aber constant nur Drohnenbrut geben. Die Arbeiter sind, wie erwähnt, verkümmerte Weibchen, deren Eierstock nur ausnahmsweise die Fähigkeit, Eier zu produciren, erlangt; niemals aber kann eine solche Arbeiterin befruchtet werden; Leuckart hat auch hier durch anatomische Untersuchungen zweier beim Eierlegen abgefangener Arbeiter direct den jungfräulichen Zustand derselben erwiesen. Einen dritten empirischen Beweis für die Entstehung der Männchen aus unbefruchteten Eiern hat v. Berlepsch durch folgenden interessanten Versuch geliefert. Auf die physiologischen Erfahrungen hin, dass nur Saamen mit beweglichen Spermatozoen befruchtet, letztere aber ihre Beweglichkeit unter Anderem durch Einwirkung niederer Temperaturen verlieren, setzte er mehrere notorisch sehr fruchtbare Königinnen 36 Stunden lang in einen Eiskeller; nach Verlauf dieser Zeit waren sie sämmtlich vollkommen erstarrt, bereift, und nur eine konnte wieder in's Leben zurückgerufen werden. Diese eine begann, in ihren Stock zurückgebracht, das Geschäft des Eierlegens wie zuvor, belegte Drohnen- und Arbeiterzellen, aber aus allen Eiern entstanden nur Männchen. Auf ganz interessante Weise haben Versuche mit Bastarderzeugungen aus deutschen und (durch ihre Farbe ausgezeichneten) italiänischen Bienen einen weiteren Beleg geliefert. Ist die Theorie richtig, dass die unbefruchteten Eier zu Männchen, die befruchteten zu Weibchen werden, so könnte die Race des Vaters nur auf die Beschaffenheit der weiblichen Bastarde von Einfluss sein, italiänische Weibchen aber, gleichviel, ob von italiänischen oder deutschen Männchen begattet, immer nur wieder italiänische Männchen, deutsche Weibchen nur deutsche Männchen

erzeugen. Die besonders von Herrn v. Berlepsch ausgeführten Versuche haben vollständig diesen Voraussetzungen entsprechende Resultate geliefert. Wenn alle diese Erfahrungsthatsachen ja noch einen Zweifel an der Richtigkeit der Dzierzon'schen Theorie übrig lassen könnten, so wird derselbe vollkommen entkräftet durch eine Reihe directer Beweise. Es wäre von höchster Wichtigkeit, könnten letztere durch künstliche Befruchtungsversuche geliefert werden, gelänge es, sich reife Eier aus den Eierstöcken von Königinnen zu verschaffen, und diese, jenachdem man sie künstlich mit Bienensaamen befruchtete oder nicht, zu Weibchen oder Männchen zu erziehen. Leider scheitern solche Versuche an der ungemeinen Zartheit der Bieneneier, welche es unmöglich macht, sie unverletzt zu erhalten. Dafür bot sich ein anderer directer Entscheidungsweg, seitdem, wie wir unten zu beweisen haben, das Eindringen der Saamenfäden in das Innere des Eies als Wesen der Befruchtung erkannt, und zu diesem Behuf von Leuckart und Meissner besondere Mikropylenöffnungen an den Insecteneiern nachgewiesen waren (s. pag. 1223). War Dzierzon's Theorie richtig, so durfte das Eindringen von Saamenfäden oder im Dotter befindliche Saamenfäden nur an weiblichen, niemals an männlichen Eiern zu beobachten sein. So einfach das Thema, so schwierig ist die Ausführung; da gerade bei den Bienen nur wenige Saamenfäden, und, weil keine Hindernisse da sind, so rasch in die Eier eindringen, dass der Act des Eindringens schwerlich zur Beobachtung kommen kann, andererseits aber auch die zarten Saamenfäden im Innern des dichten Dotters ohne Weiteres kaum aufzufinden sind. Daher kam es auch, dass Leuckart selbst, trotz seiner Vertrautheit mit solchen Beobachtungen, die fragliche Beweisführung misslang; er fand (trotz sorgfältiger Untersuchung von mehr als fünfzig Eiern) nur zweimal auf Arbeitereiern, niemals aber auf Drohneneiern Saamenfäden. Glücklicher war v. Siebold in Folge einer glücklicher gewählten Methode, indem er die Eier durch geeignet angebrachten Druck theilweilse von Dotter entleerte und in dem dadurch am Befruchtungspol entstehenden hellen Raume die Spermatozoen aufsuchte. Unter 40 auf diese Weise glücklich präparirten weiblichen Eiern liessen 30 unzweifelhaft ein oder mehrere, zuweilen noch bewegliche Saamenfäden im Innern erkennen, während dagegen in 27 unter gleichen Verhältnissen ebenso sorgfältig durchsuchten Drohneneiern nicht ein einziges Mal die Spur eines Saamenfadens entdeckt werden konnte. Somit ist für die Bienen die Parthenogenesis, und zwar nicht nur die Möglichkeit derselben, sondern die regelmässige ausschliessliche Erzeugung der männlichen Bienen, aber auch nur der männlichen, aus unbefruchteten Eiern als ausgemachte Thatsache zu betrachten.[1]

Es sind indessen durch v. Siebold's Forschungen noch anderweitige Beispiele unzweifelhafter Parthenogenesis an's Licht gezogen worden, wenn auch spärliche und alle dem Bereich der Insectenwelt angehörig. Behauptet wurde die Production entwicklungsfähiger Eier von jungfräulichen Insectenweibchen schon vor langer Zeit, mit derselben Bestimmtheit wie die *generatio aequivoca*, aber meist auf ebenso wenig beweis-

kräftige Beobachtungen hin, wie diese; niemals war bei einem der mitgetheilten Fälle unzweifelhaft dargethan, dass wirklich keine Begattung an den vermeintlichen Jungfrauen stattgefunden habe. v. SIEBOLD[5] hat in einer früheren Arbeit die Mangelhaftigkeit jener älteren Beobachtungen aufgedeckt, und auf gewisse Momente in der Fortpflanzungsgeschichte der betreffenden Insecten aufmerksam gemacht, welche mehr als wahrscheinlich machten, dass in allen für Parthenogenesis beigebrachten Fällen die stattgefundene Begattung nur übersehen worden war. So hatte man z. B. Schmetterlingsweibchen im Zimmer auskriechen lassen, und von denselben Eier erhalten, welche sich zu Räupchen entwickelten; solche Beobachtungen würden nur beweiskräftig sein, wenn die Puppe und der ausgekrochene Schmetterling notorisch in vollkommen abgeschlossenen Räumen aufbewahrt worden wären, da man weiss, dass die Männchen der Schmetterlinge die brünstigen Weibchen mit unglaublicher Schärfe wittern, aus grossen Entfernungen aufsuchen, bei Vorhandensein irgend eines möglichen Weges zu ihnen vordringen, sie begatten, selbst wenn sie bereits an Nadeln gespiesst sind, und dann sich wieder entfernen. Oder man hatte gefunden, dass eingeschlossen gehaltene Spinnen wiederholt Eier legten, aus denen junge Spinnen auskrochen, ohne irgend einen Beweis, dass dieselben zur Zeit der Einsperrung wirklich Jungfrauen waren, nicht etwa ihr *receptaculum seminis* mit einem jahrelang, wie bei den Bienen, sich befruchtungskräftig erhaltenden Sperma in Folge früherer Begattung erfüllt war. Kurz bei dem bisherigen Zustand der Zeugungstheorie, bei dem enormen Umfang der gegen Parthenogenesis sprechenden Erfahrungen konnten solche Beobachtungen bei vorsichtigen Physiologen kein Zutrauen erlangen; eine genauere Analyse und Kritik derselben würde uns zu weit führen. Unter den der Parthenogenesis verdächtigen Insecten haben auch die Sackträgerschmetterlinge (Psychiden) eine bedeutende Rolle gespielt. Wunderbarer Weise sind es dieser Familie angehörige Arten, bei welchen jetzt v. SIEBOLD wahre Parthenogenesis bestimmt erwiesen, während er früher gerade bei den Psychiden ganz eigenthümliche Verhältnisse aufgefunden hatte, welche auf schlagende Weise dem Glauben an Parthenogenesis den Boden zu entziehen geeignet waren. Er hatte erwiesen, dass die ausgeschlüpften Weibchen der Psychiden sich innerhalb des ehemaligen Raupensackes begatten, darauf in die Puppenhülle zurückkriechen, um ihre befruchteten Eier darin abzulegen, so dass die Verwechselung solcher begatteter Weibchen mit unausgeschlüpften sich als die wahrscheinlichste Ursache einer Täuschung ergab. Von um so grösserem Gewicht ist es, dass SIEBOLD jetzt bei einigen der Gattung *Solenobia* angehörigen Sackträgerarten und bei *Psyche helix* zweifellos Parthenogenesis beobachtet hat. Die wirklich jungfräulichen Solenobienweibchen legen Eier, welche sich ganz normal entwickeln, aber ausnahmslos weibliche Individuen erzeugen, und zwar vollkommene Weibchen mit vollkommenen Geschlechtsdrüsen und Begattungsorganen, nicht aber geschlechtslose Formen, welche als Ammen zu deuten wären, und die vermeintliche Parthenogenesis als Generationswechsel auswiesen.

Von *Psyche helix* sind sogar überhaupt nur weibliche Individuen bis jetzt bekannt, so dass, da einmal das Vorkommen der Parthenogenesis bei dieser Art durch Siebold erwiesen ist, die Vermuthung nahe liegt, dass hier vielleicht die Parthenogenesis die einzige Art der Fortpflanzung bildet; doch giebt Siebold selbst zu, dass entscheidende Beweise von der Nichtexistenz männlicher Individuen dieser Art noch fehlen.

Endlich darf jetzt auch bei dem Seidenspinner, *bombyx mori*, das von praktischen Seidenzüchtern schon längst behauptete Vorkommen der Parthenogenesis als sicher begründet angesehen werden, nach den von Siebold mitgetheilten eigenen und fremden Beobachtungen und Versuchen. Höchst interessant ist, dass, während bei den Bienen die unbefruchteten Eier ohne Ausnahme nur männliche Individuen, bei den Sackträgern nur weibliche Individuen produciren, bei den Seidenspinnern beide Geschlechter, wie es scheint, in gleicher Zahl aus ihnen hervorgehen.

So weit die Thatsachen; möglich oder sogar wahrscheinlich, dass fernere Forschungen noch manches Beispiel für ächte Parthenogenesis den wenigen bisher erkannten hinzufügen werden, dass besonders in der Insectenwelt diese Fortpflanzungsart ein ziemlich ausgebreitetes Terrain besitzt. Sicher dürfen wir sie nur da annehmen, wo sie so unzweideutig bewiesen, und die speciellen Zwecke, für welche sie gegeben erscheint, so klar auf der Hand liegen, wie bei den erläuterten Beispielen. Es ist die Parthenogenesisfrage wiederum ein Fall, in welchem wir nothgedrungen zu teleologischen Betrachtungen unsere Zuflucht nehmen müssen, um ein befriedigendes Verständniss zu erlangen. Ein Blick auf die wunderbar geregelten Verhältnisse in einem Bienenstaat nöthigt uns zu der Vorstellung, dass eine der unumgänglichsten Bedingungen für die Aufrechthaltung dieser Ordnung die Fähigkeit der Königin ist, die Vertheilung der Geschlechter in der von ihr erzeugten Bevölkerung passend zu reguliren, männlichen und weiblichen Staatsdienern von der Wiege an ihre gesonderten bleibenden Wohnstätten anzuweisen. Diesen Zweck sehen wir auf die vollkommenste Weise erreicht, erstens dadurch, dass den Eiern die Möglichkeit unbefruchteter Entwicklung und eine solche Beschaffenheit gegeben ist, dass ihre Substanz für sich zu männlichen Individuen, bei Vermischung mit Saamen dagegen zu weiblichen Organismen sich umformt, und zweitens dadurch, dass der Königin ein „Instinct" eingepflanzt ist, welcher sie beim Geschäft des Eierlegens lehrt oder zwingt, während dem Austreten des Eies die Saamentasche zu öffnen oder zu schliessen, jenachdem sie ihr hinteres Leibesende in eine enge oder in eine weite Zelle eingeschoben fühlt. Bei den Psychen erscheint die Erhaltung der Art überhaupt als der Zweck, welcher unter den gegebenen Verhältnissen, isolirter Lebensweise beider Geschlechter, erschwerten Communicationsmitteln zwischen beiden u. s. w. am einfachsten durch Parthenogenesis erreicht wird. Bei anderen Thieren und insbesondere dem uns hier zunächst interessirenden Mensch und Säugethieren giebt uns weder die Erfahrung den allerleisesten Anhalt, die Möglichkeit der Parthenogenesis zu statuiren, noch sind uns so eigen-

thümliche Haushaltsverhältnisse, wie bei den Bienen bekannt, welche *a priori* die Parthenogenesis zweckmässig erscheinen liessen, noch finden wir irgendwo den Verkehr beider Geschlechter so erschwert, dass die Parthenogenesis sich als nothwendiges Auskunftsmittel zur Erhaltung der Art voraussetzen liesse. Es ist in diesem Falle sicher falsch, nur der Analogie zu Liebe die Parthenogenesis allen Thieren zuzusprechen; so hohen Werth wir sonst den Schlüssen aus der Analogie zuerkennen, so scheint uns ein solcher doch nur da gerechtfertigt, wo irgend ein thatsächlicher Anhalt vorhanden ist, was hier durchaus nicht der Fall ist. Mit demselben Recht könnte man dann dem Menschen auch Generationswechsel zuerkennen, weil bei einigen Thierarten, z. B. den Blattläusen, derselbe neben geschlechtlicher Fortpflanzung vorkommt. Ausschliessliche Betrachtung der Parthenogenesis der Bienen könnte wohl dazu verleiten, die hypothetische Gleichwerthigkeit aller thierischen Eier in dem Sinne auszusprechen, dass jedes Ei ohne Beihülfe männlichen Geschlechtsstoffes zur Entwickluug befähigt, das Product dieser selbstständigen Entwicklung aber nur die männliche Form sei, während der Zutritt des Saamens zum Dotter den Entwicklungsgang insoweit ändere, dass die weibliche Form daraus resultire. So deutet V. CARUS[6] in seiner geistvollen Auffassung der Zeugungsvorgänge die Parthenogenesis, und ist geneigt, die Entstehung männlicher Individuen aus unbefruchteten Eiern als allgemein gültiges Gesetz zu betrachten. Dass dies falsch ist, beweist unwiderleglich die Thatsache, dass bei den Solenobien die unbefruchteten Eier zu Weibchen, bei dem Seidenspinner theils zu Männchen, theils zu Weibchen sich entwickeln. Gerade diese wichtigen Thatsachen, welche uns die Unrichtigkeit der genannten Folgerung, und die Gefährlichkeit des Aufbaues allgemeiner Gesetze auf so schmaler Basis vor Augen führen, sind es, welche die auf teleologischem Wege gewonnene Auffassung der Parthenogenesis, als einer hier und da zu ganz speciellen Zwecken gegebenen und diesen Zwecken in verschiedener Weise accommodirten Einrichtung rechtfertigen. Wollen wir die mit dem Nachweis der Existenz einer Parthenogenesis gewonnene wichtige Erweiterung der Zeugungslehre in die allgemeine Definition des thierischen Eies aufnehmen, so darf dies nicht in CARUS's Sinne geschehen. Die allein wesentliche Charakteristik des Eies liegt nach wie vor in seiner Bestimmung sich zum neuen Individuum männlichen oder weiblichen Geschlechts umzuwandeln; diese Bestimmung erreicht es bei der Mehrzahl der Thiere ausnahmslos nur nach vorhergegangener materieller Vereinigung seiner Substanz mit der specifischen Mischung des Saamens, ohne dass wir im Stande sind, die Momente zu nennen, welche die männliche oder weibliche Modification seines Entwicklungsganges bestimmen; in einzelnen wenigen Fällen dagegen (Seidenspinner) ist das Ei zu selbstständiger Entwicklung befähigt, bedarf der Zumischung der Saamenelemente gar nicht, entwickelt sich, wie das befruchtete Ei anderer Thiere, theils zu männlichen, theils zu weiblichen Individuen; bei einer dritten Klasse von Thieren endlich ist das Ei zwar auch der selbstständigen Embryonalbildung fähig, aber so, dass das Resultat derselben immer nur entweder

ausschliesslich die männliche Form (Bienen), oder ausschliesslich die weibliche Form (Psychiden) ist, die Production des anderen Geschlechts aber den Zutritt von Saamen zum Ei erfordert. Am auffallendsten und am meisten den bisherigen physiologischen Anschauungen widersprechend sind offenbar die Fälle der zweiten Art, in welchen befruchtete und unbefruchtete Eier bei einer Thierspecies nebeneinander auftreten und völlig gleiche Schicksale haben, so dass die geschlechtliche Differenzirung, die Bildung von männlichen Individuen neben den weiblichen gewissermaassen als überflüssiger Luxus erscheint. Indessen gelingt es wahrscheinlich auch hier einer rationellen Teleologie früher oder später, den Widerspruch zu lösen, die Nothwendigkeit der Combination beider Fortpflanzungsarten plausibel zu begründen.

[1] v. Siebold, *wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, ein Beitrag zur Fortpflanzungsgesch. d. Thiere*, Leipzig 1856. — [2] Da eine ausführliche Einlassung auf die Lehre vom Generationswechsel nicht in unserem Plane liegt, verweisen wir auf die hauptsächlichen Specialarbeiten darüber: Steenstrup, *über den Generationswechsel, oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen*, Kopenhagen 1842; Reichert, *Bemerk. zur vergl. Naturforschung etc.*, Dorpat 1845; R. Owen, *on parthenog. or the successive product. of procreating anim. from a single ovum*, London 1849; V. Carus, *zur näheren Kenntniss des Generationswechsels*, Leipzig 1849, *Ztschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. III. pag. 359, u. *System der thierischen Morphologie*, Leipzig 1853, pag. 268. — [3] Die Citate für Dzierzon's Auseinandersetzungen seiner Theorie s. bei v. Siebold a. a. O. — [4] Eine interessante Frage ist, auf welche Weise die Königin bei dem Geschäft des Eierlegens erkennt, wenn sie ein befruchtetes und wenn sie ein unbefruchtetes Ei zu legen hat, und zweitens, durch welchen Mechanismus sie im ersten Falle den Zutritt des Saamens zum Ei herbeiführt, im zweiten verhindert. Damit, dass man diese zweckmässigen Handlungen auf Rechnung eines „Instinctes" schiebt, ist nichts erklärt. Da die mit weiblichen Eiern zu belegenden Zellen eng, die Drohnenzellen weit sind, lässt sich voraussetzen, dass entweder die Königin aus der Beschaffenheit des Tasteindruckes, welchen sie von dem eingeschobenen Hinterleib erhält, die Natur der Zelle erkennt, und danach willkührlich die Herbeiführung oder Unterlassung der Befruchtung wählt, oder dass es sich nur um eine unbewusste reflectorische Erscheinung handelt, indem der von der engeren Zelle ausgeübte Druck auf die sensibeln Nerven reflectorisch auf die Nerven animalischer Muskeln, welche das *receptaculum seminis* öffnen, übertragen wird. Erstere Erklärung setzt Ueberlegung voraus, letztere passt besser zu den herrschenden, freilich ziemlich unklaren Vorstellungen, welche man sich von der Beschaffenheit der „Instinct" genannten Pseudoseelenthätigkeiten macht. v. Siebold hat animalische Muskeln (Mueller's *Arch.* 1837, pag. 398) in der Umgebung der Saamenkapseln nachgewiesen, deren Thätigkeit aber freilich möglicher Weise ebensogut eine Oeffnung, als eine Schliessung des Receptaculum bewirken kann; ist letzteres der Fall, so müsste man annehmen, dass die Contractionen derselben reflectorisch beim Belegen der Drohnenzellen hervorgerufen würden. Genauere Aufschlüsse sind noch zu erwarten. — [5] v. Siebold, *über die Fortpfl. der Psyche, ein Beitrag zur Naturgesch. d. Schmetterlinge*, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. I. pag. 93. — [6] V. Carus, *System d. thierischen Morphologie*, pag. 57 u. 278.

§. 297.

Vom Geschlechtstrieb. Sehen wir von den wenigen Ausnahmsfällen ab, in welchen die Möglichkeit selbstständiger Entwicklung des Eies vorhanden ist, so bleibt für die bei Weitem grösste Mehrzahl der Thiere das alte Erfahrungsgesetz in unerschütterter Gültigkeit: Die materielle Vereinigung von Ei und Saamen, die Befruchtung des

Eies durch den Saamen ist unerlässliche Bedingung für die Erreichung des Endzieles aller Zeugungseinrichtungen und Thätigkeiten, d. i. für die Production neuer Individuen. Es muss demnach vor Allem die Erfüllung dieser Bedingung gesichert, dafür gesorgt sein, dass die beiden in besonderen Organen und meist von gesonderten Individuen bereiteten Geschlechtsstoffe im reifen Zustande, zur rechten Zeit, am rechten Orte und überhaupt unter geeigneten Verhältnissen miteinander in Berührung kommen. Es genügte hierzu nicht das blosse Vorhandensein zweckmässiger Einrichtungen, wie der Begattungsorgane, welche für die Vermittlung innerer Befruchtung bestimmt sind; es musste auch für ihren richtigen und rechtzeitigen Gebrauch gesorgt sein. Ebensowenig genügte bei dem einfacheren Verhältniss der äusseren Befruchtung die schon erwähnte Gleichzeitigkeit männlicher und weiblicher Brunst, der Reifung und Lösung männlicher und weiblicher Geschlechtsstoffe, wenn nicht zugleich für die Entleerung beider unter solchen Verhältnissen, dass sie sicher im äusseren Medium zur Berührung kommen, Sorge getragen war. Das Mittel, welches allen diesen Anforderungen Genüge leistet, finden wir in dem allen Thieren gemeinsamen Geschlechtstrieb, einer eigenthümlichen Thätigkeit der Centralorgane des Nervensystems, deren genaue physiologische Definition schwierig ist. Vielleicht ist es am richtigsten, die Aeusserungen des Geschlechtstriebes auf die Thätigkeit eines Reflexmechanismus zurückzuführen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird. Im Allgemeinen bezeichnet man mit Geschlechtstrieb die Anregung zur Ausführung aller die Befruchtung bezweckenden Handlungen; so mannigfach bei den verschiedenen Thieren der Mannigfaltigkeit der Befruchtungsverhältnisse entsprechend diese Handlungen, so mannigfach sind die Modificationen dieses Triebes. Da der active Theil der Befruchtungsvermittlung bei der Theilung der Zeugungsgeschäfte fast überall vorzugsweise den männlichen Individuen zugefallen ist, finden wir auch den Geschlechtstrieb vorherrschend als Attribut des männlichen Geschlechtes. Er ist es, welcher die Männchen treibt, die Weibchen aufzusuchen oder anzulocken (Vögel), die Begattung an ihnen zu vollziehen, sei es, dass diese in der Einführung des Penis in die weibliche Scheide besteht, oder in der Uebertragung des Sperma durch irgend welche Organe in die weiblichen Genitalwege, oder, wie bei den Fröschen, nur in einem Umklammern der Weibchen, um das Sperma auf die Eier im Moment der Entleerung auszuspritzen; er ist es, welcher z. B. die Männchen der Fische treibt, den brünstigen Weibchen an die Orte, an welchen sie den Laich absetzen, zu folgen und den entleerten Laich zu befruchten. Kurz er ist der Lehrmeister und pünktliche Vollstrecker aller dem einen Zweck dienenden Acte des geschlechtlichen Verkehrs; nirgends ist die Erreichung dieses Zweckes, die Zusammenkunft von Ei und Saamen, dem Zufall überlassen, nirgends ist die Vollführung der Befruchtungsthätigkeiten eine freiwillige, der bewussten Erkenntniss ihrer Zweckmässigkeit primär entsprungene. Die Wichtigkeit seiner Bedeutung, als Vermittler eines der höchsten Naturzwecke, erklärt die hohe Energie, mit der wir ihn zur Ueberwin-

dung feindseliger Hindernisse ausgestattet finden. Beispiele liessen sich zu Tausenden aufzählen;[1] wir erwähnen nur, dass in der Umarmung der Weibchen begriffene Froschmännchen nicht loslassen und die Befruchtung nicht unterbrechen, wenn man ihnen den Kopf abschneidet, Glieder ausreisst, oder verbrennt u. s. f. Auch der Mensch ist Sklave des Geschlechtstriebes, wird von diesem zur Begattung getrieben, von ihm im Gebrauch der Begattungswerkzeuge unterrichtet, wenn er auch ihre Bedeutung erkennen gelernt hat.

Der Geschlechtstrieb steht in jeder Beziehung dem Nahrungstrieb zur Seite, ist für das Leben der Gattung, was dieser für das Leben des Individuums; alle die mannigfachen den Erwerb der Nahrung, den Gebrauch der Verdauungswerkzeuge betreffenden Handlungen, deren Zweck die Unterhaltung des Stoffwechsels ist, sind ebenso unwillkührliche Zwangsresultate des Nahrungstriebes, wie die Zeugungsthätigkeiten des Geschlechtstriebes, Beide Triebe sind aber auch in Bezug auf ihre Entstehung analog; wie der Nahrungstrieb mit dem begleitenden Gemeingefühl des Hungers durch gewisse Zustände des Verdauungsapparates reflectorisch in einer dem Grade dieser Zustände proportionalen Intensität hervorgerufen wird, so wird auch der Geschlechtstrieb mittelbar von den Geschlechtsdrüsen aus erweckt, sinkt und steigt mit dem Grade ihrer Thätigkeit, wie folgende Thatsachen lehren. Der Geschlechtstrieb fehlt vor der Ausbildung der Geschlechtsorgane, vor dem Eintritt ihrer Secretionsthätigkeit; Exstirpation derselben vernichtet ihn, oder lässt ihn gar nicht aufkommen, wenn die Castration vor dem Eintritt der Pubertät erfolgte. Bei den einer periodischen Brunst unterworfenen Thieren erwacht er gleichzeitig mit dem Beginn des Lebens in den Keimdrüsen, und schläft mit dessen Stillstand wieder ein. Bei dem continuirlich brünstigen männlichen Menschen kommt es nie zu einer wahren Intermission, wohl aber zu zeitweiligen Remissionen und Steigerungen desselben, welche der sicherlich schwankenden Intensität der Absonderung parallel gehen; zufällige geschlechtliche Anregungen können in jedem Augenblick wahrscheinlich gleichzeitig Hodenthätigkeit und Geschlechtstrieb steigern. Bei der menschlichen Frau ist trotz der Periodicität der Keimdrüsenthätigkeit eine entschieden congruirende Periodicität des ohnehin weniger ausgeprägten und weniger activ sich äussernden Geschlechtstriebes nicht erwiesen, eine solche wäre aber auch mit der continuirlichen Brunst des Mannes nicht gut verträglich. Während der Menstruationsblutung zeigt sich in der Regel Abnahme desselben, sogar Abneigung gegen geschlechtlichen Verkehr, wahrscheinlich in Folge der durch den Blutverlust bedingten zeitweiligen Abnahme der Keimdrüsenthätigkeit. Krankheiten der Genitalorgane führen nicht selten zu abnormer Erhöhung des Geschlechtstriebes, ebenso aber auch häufig krankhafte Zustände benachbarter Organe, insbesondere solche, welche mit heftigen sensibeln Reizungen verknüpft sind, z. B. Blasensteine, Mastdarmwürmer u. s. w. Entleerung der Hoden und der Saamenreservoirs deprimirt den Geschlechtstrieb beträchtlich für einige Zeit, wahrscheinlich bis die gesteigerte Absonderung den Verlust wieder ersetzt

hat. Alle diese Thatsachen können keinen Zweifel an der Existenz eines Causalitätsverhältnisses zwischen Geschlechtstrieb und Hodenthätigkeit übrig lassen; die Natur desselben ist aber fraglich. Es scheint, dass von den mit Secret gefüllten Keimdrüsen durch Druck oder auf eine andere Weise sensible Nerven erregt werden, und deren Erregung im Rückenmark diejenige Thätigkeit auslöst und unterhält, welche den Geschlechtstrieb bildet. Dem fraglichen Centrum desselben kann der Anstoss zur Thätigkeit ausser von den Hoden aus noch auf anderen Wegen kommen; oder der bereits vorhandene Trieb kann auf diesen Wegen den Anlass zur Steigerung erhalten. Solche Wege stellen fast alle centripetalleitenden Nerven vor, bald ist es dieser, bald jener Sinnesnerv, welcher durch gewisse Erregungsqualitäten den Geschlechtstrieb zu hellen Flammen anbläst, sei es unmittelbar oder mittelbar, indem die betreffenden Sinnesempfindungen zunächst wollüstige Vorstellungen auslösen, und diese zur Erhöhung der Geschlechtsbegierde führen. Bei den meisten Thieren ist sogar augenscheinlich irgend einem bestimmten Sinnesnerv die Function übertragen, den Geschlechtstrieb zu wecken, oder bis zur höchsten Höhe zu steigern; so erwecken die Männchen der Singvögel und Frösche in den Weibchen durch gewisse Gehörseindrücke die Begattungslust, in anderen Fällen sind es Gesichtseindrücke oder Geruchseindrücke eigenthümlicher Secrete des einen Geschlechts, welche zur Reizung des anderen bestimmt sind. Es bedarf kaum der Erwähnung, welche Wichtigkeit diese Erregungsmittel dadurch erhalten, dass sie in die Ferne wirken, und oft in beträchtliche, nach dem Maassstab der Tragweite unserer Sinne unglaublich erscheinende Entfernungen, wie sich durch zahlreiche Beispiele aus allen Thierklassen belegen liesse. Eines der wunderbarsten haben wir schon angedeutet; das Witterungsvermögen der Schmetterlingsmännchen für die brünstigen Weibchen geht so weit, dass sich erstere regelmässig an den Fenstern eines Zimmers einfinden, in welchem ein Weibchen ausgekrochen ist, oft sogar erscheinen, obwohl in weiter Umgebung kein Wohnort derselben bekannt ist. Die höchste Steigerung erfährt der Geschlechtstrieb bei Menschen und Säugethieren durch Erregung der sensibeln Nervenenden der Begattungsorgane selbst, deren nächstes Resultat die als Wollustempfindung bezeichnete Qualität des Gemeingefühls ist, welche aber auch, wie bereits erwähnt, auf reflectorischem Wege vorbereitende Veränderungen der Begattungsorgane für den Coitus herbeiführt, bei dem Manne Erection des Penis, bei der Frau Erection der Clitoris, erhöhte Absonderung der Scheidenschleimhaut. Während der Begattung selbst ist die Ejaculation des Saamens eine Reflexwirkung dieser sensibeln Nerven, wie der folgende Paragragh lehren wird; doch bedarf es zur Herbeiführung derselben nicht der Einführung des Penis in die weibliche Scheide, auch ausserhalb führt die sensible Erregung schliesslich zur Ejaculation.

[1] Vergl. Burdach, *die Physiol. als Erfahrungswiss.*, Bd. I. pag. 370 u. 497.

§. 298.

Von der Begattung. Unter Begattung im weitesten Sinne des Wortes versteht man die Vereinigung je zweier Individuen einer Thierart, eines männlichen und eines weiblichen (oder auch zweier Hermaphroditen), um mit oder ohne Hülfe besonderer zu diesem Zweck vorhandener Vorrichtungen das Secret der männlichen Keimdrüsen des einen zum Zweck der Befruchtung in die Leitungswege der Eier des anderen zu übertragen, oder auch direct den Eiern im Moment ihres Uebertritts in das äussere Medium zuzuführen. Der active Theil der Begattung ist fast überall ausschliesslich den männlichen Individuen zugefallen, insofern es denselben obliegt, die Weibchen aufzusuchen, zu ergreifen, festzuhalten, um nun entweder ihre Geschlechtsöffnung einfach an die weibliche anzulegen, oder einen röhrenförmigen Penis in den weiblichen Geschlechtskanal einzuführen, oder durch andere Organe (z. B. die Unterkiefertaster bei den Spinnen, oder einen Arm bei den Cephalopoden) den aus der Geschlechtsöffnung austretenden Saamen in die weiblichen Genitalien überzutragen, oder nur, wie bei den Fröschen, den Saamen äusserlich auf die Eier im Moment ihrer Entleerung zu spritzen. Ausser in dem zuletzt genannten Falle ist die Begattung durch die aus irgend welchen Ursachen nur im Innern des weiblichen Organismus mögliche Befruchtung nothwendig gemacht; es ist daher die Begattung nicht eine wesentliche Bedingung der Befruchtung überhaupt, sondern nur ein gewissen Nebenverhältnissen angepasstes Hülfsmittel. Wir beschränken unsere Betrachtung auf die dem Menschen und Säugethieren eigene Art der Begattung, welche in der Einführung des erigirten Penis in die weibliche Scheide besteht.

Die Erection des Penis giebt demselben eine zur Einführung in die Scheide geeignete Lage, eine derselben entsprechende Form und Grösse, und einen hohen Grad von Härte, welche bei seiner Reibung an den Wänden der Scheide eine intensive Reizung der sensibeln Nervenenden und durch diese mittelbar die gleich zu beschreibenden wichtigen Reflexwirkungen hervorbringt. Ist der Scheidengang durch das Hymen noch verschlossen, so erfordert die Einführung des Penis grössere Gewalt; besitzt das Hymen nicht einen ungewöhnlichen Grad von Dehnbarkeit, so giebt es dem Stoss der Ruthe durch Einreissen nach; die Lappen des zerrissenen Jungfernhäutchens obliteriren zu den sogenannten *carunculis myrtiformibus*, welche späteren Begattungen keinen Widerstand mehr entgegensetzen. Bei vollständiger Immission füllt der Penis den Scheidenkanal ganz aus, erreicht mit der Eichel die Vaginalportion des Uterus, so dass die Mündung der Urethra dem Muttermund gegenüber zu stehen kommt. Nach erfolgter Immission treten in männlichen und weiblichen Theilen Bedingungen ein, welche die Füllung der cavernösen Körper der erectilen Organe vermehren. Die Wurzel des Gliedes drückt auf die *bulbi vestibuli* der Frau und bedingt so vermehrte Stauung des Blutes in

der bereits erigirten Clitoris, wahrscheinlich tritt aber auch durch den Gegendruck dasselbe im männlichen Glied ein; eine nachträgliche Vermehrung der Füllung der männlichen Eichel bewirken die im Verlauf der Begattung eintretenden rhythmischen Contractionen der *musculi bulbo-* und *ischiocavernosi* durch den Druck, welchen sie auf die Wurzeln der Schwellkörper ausüben. Die spritzenstempelartige Hin- und Herbewegung des männlichen Gliedes in der Scheide, bei welcher die Eichel an den *columnis rugarum* sich reibt, und die Reibung der weiblichen *glans clitoridis* an der Wurzel des Gliedes dient zur Erregung der sensibeln Nerven beider Theile, durch welche einerseits der höchste Grad der Wollustempfindung, andererseits aber beim Mann sowohl als bei der Frau gewisse Reflexbewegungen hervorgerufen werden. Diese Reflexbewegungen sind es, welche den Zweck der Begattung, die Ueberführung des männlichen Keimstoffes zur Befruchtungsstätte, erfüllen, indem sie beim Manne die Ejaculation des Saamens, bei der Frau seine Aufnahme und Weiterleitung vermitteln. Bei dem Manne gerathen die Muskeln in den Wänden der Saamenleiter und Saamenblasen in peristaltische Contractionen und befördern den Saamen in die Harnröhre, aus welcher er stossweise durch die rhythmischen Contractionen der genannten Dammmuskeln ausgeworfen wird. Der Weg nach der Harnblase ist dem Saamen durch die mit der Erection verbundene Füllung der Venen des *caput gallinaginis* versperrt; dieser Verschluss der Harnröhre macht auch bei vollkommener Erection die Urinentleerung unmöglich. Bei der Frau sind es die Muskeln des Uterus, welche reflectorisch in Thätigkeit versetzt, einmal eine für den Eintritt des Saamens günstige Stellungsveränderung, zweitens durch peristaltische Bewegungen die Weiterleitung des in die Uterinhöhle gelangten Saamens nach den Tuben und den Eierstöcken bewirken. Erstere Wirkung zeigt sich nach LITZMANN's Beobachtungen schon beim Touchiren der Vaginalportion mit dem Finger; bei erregbaren Frauen stellt sich der Uterus mehr senkrecht, so dass sein vorher mehr nach hinten gerichteter Mund mehr nach abwärts sieht. Es ist vielfach darüber gestritten worden, durch welchen Mechanismus das zunächst in die Scheide ejaculirte Sperma durch den Muttermund in die Uterinhöhle und von da weiter nach den Ovarien befördert wird; in früherer Zeit hat man mehr Schwierigkeiten für diese Saamenwanderung vermuthet, als wirklich vorhanden sind, theilweise sogar die Unmöglichkeit des Saameneintrittes in Substanz in den Uterus behauptet, und deswegen angenommen, dass nur ein geheimnissvoller Duft des Saamens, eine *aura seminalis,* weiter dringe und das befruchtende Princip sei. Jetzt ist nicht allein das factische Vordringen des Saamens bis zu den Ovarien bei jeder fruchtbaren Begattung erwiesen, sondern auch die einfachen Mittel und Wege dazu dargethan. Der Muttermund ist zwar geschlossen, aber, wie der ungehinderte Austritt des Menstrualblutes lehrt, keineswegs so fest, dass es zu seiner Wegsammachung für den Saamen erheblicher Kräfte und besonderer Erweiterungsmuskeln bedürfte. Wahrscheinlich reicht schon die Kraft, mit welcher der Saamen ejaculirt wird, im Verein mit dem

spritzenstempelartigen Druck des die Scheide ganz erfüllenden Gliedes hin, das Sperma durch den Muttermund hindurch zu pressen. Ob die Contractionen der Uterinmuskeln selbst zu seiner Eröffnung etwas beitragen und den Saamen einsaugen können, ist sehr zweifelhaft; sicher aber sind es solche bei Thieren direct beobachtete vom Muttermund nach den Tuben und in diesen nach den Ovarien hin fortschreitende peristaltische Bewegungen der Uteruswände, welche den eingedrungenen Saamen schnell in der bezeichneten Richtung dem Ei entgegenbefördern. Uebrigens gelangt von der nicht unbeträchtlichen Menge des bei einer Begattung ejaculirten Saamens sicher immer nur ein kleiner Theil in den Uterus, während der Rest durch die Scheide wieder abfliesst; wie gering die Mengen, welche zur Befruchtung nöthig sind, wird der folgende Paragraph lehren. An eine active Weiterbewegung des Saamens durch die Bewegungen der Saamenfäden ist nicht zu denken, einmal weil die Kraft derselben sicher den beträchtlichen Widerständen, welche ihnen entgegenstehen, nicht gewachsen ist, vielleicht nicht einmal zur Ueberwindung der entgegengesetzt schwingenden Cilien des Flimmerepithels genügt, zweitens weil diese Bewegung in allen möglichen Richtungen geschieht, so dass das Vordringen eines oder mehrerer Saamenfäden in die Tuben bis zu den Ovarien wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle, in welchen die Befruchtung erfolgt, dem Zufall überlassen bleiben müsste.

Die Begattung ist bei beiden Geschlechtern, in höherem Grade beim Manne mit allgemeinen Erscheinungen verknüpft, welche von mittelbar erhöhter Thätigkeit gewisser Theile des Nervensystems abzuleiten sind. Es sind als solche zu nennen: vermehrte Herzthätigkeit, subjective Hitze, Schweiss, Halucinationen, überhaupt gewaltige psychische Aufregung, unwillkührliche krampfhafte Muskelcontractionen; bei Frauen häufig Magenkrämpfe mit Uebelkeiten und Erbrechen und alle möglichen Formen der sogenannten hysterischen Erscheinungen. Bei dem Manne erlischt mit der vollendeten Saamenejaculation rasch die geschlechtliche Begierde, die Aufregung weicht einer beträchtlichen Ermattung und oft anhaltenden geistigen Verstimmung. Dass insbesondere beim Manne die Thätigkeit der betheiligten Nervencentra bei der Begattung eine energische erschöpfende ist, lehren auch die bekannten üblen Folgen zu häufiger Befriedigung des Geschlechtstriebes durch normalen Coitus oder Selbstbefleckung.

§. 299.

Von der Befruchtung. Die Aufgabe dieses Paragraphen ist: Bedingungen, Erscheinungen und Wesen derjenigen Einwirkung des Saamens auf das Ei, durch welche er dasselbe zur vollständigen Durchführung seiner Entwicklungsveränderungen bis zur Vollendung eines neuen Individuums anregt und befähigt, zu erörtern. Es giebt wenige Fragen in der Physiologie, welche von altersher in gleichem Grade der Spielball der Hypothese

gewesen sind, wie die Frage nach dem Wesen der Befruchtung. Nüchterne, auf Thatsachen oder vermeintliche Thatsachen gegründete Theorien und die abenteuerlichsten, oft ganz aus der Luft gegriffenen, irgend einer naturphilosophischen Modeanschauung angepassten Dichtungen haben im bunten Wechsel sich um die Herrschaft gestritten; hätten wir Raum für eine Specialgeschichte der Physiologie, so könnten wir Bogen über dieses Thema füllen.[1] Das Wesen der Befruchtung ist noch heutzutage ein durchaus ungelöstes Problem, trotzdem, dass schon seit geraumer Zeit durch SPALLANZANI's[2] künstliche Befruchtungsversuche die wichtigsten Bedingungen eines wirksamen Verkehrs zwischen Saamen und Ei festgestellt sind, trotzdem, dass die neueste Zeit durch sorgfältige mikroskopische Forschungen die Grundthatsache der Befruchtung, den Eintritt der beweglichen Saamenelemente in das Innere des Eies, über alle Zweifel erwiesen hat. Eben diese Thatsache war es, auf welche man früher, lange bevor der geringste objective Beweis für sie geliefert war, Theorien der wunderbarsten Art gebaut hat, während sie später, als sie zuerst als Beobachtungsresultat auftrat, lange Zeit hartnäckig in Abrede gestellt wurde, und jetzt, wo sie mit voller Sicherheit dasteht, bei unbefangener Kritik als unzureichend erkannt werden muss, eine Antwort auf jene wichtigste Cardinalfrage zu schaffen. Wir wenden uns zu einer Erörterung der Thatsachen.

Bereits durch SPALLANZANI's classische Versuche war der Beweis geliefert worden, dass nur reifer Saamen mit beweglichen Saamenfäden bei directer materieller Berührung mit einem reifen Ei eine befruchtende Wirkung auszuüben vermag. Dieser Nachweis war von hoher Wichtigkeit zu einer Zeit, wo das Mährchen von einer fruchtbaren *aura seminalis* noch in vollem Ansehn stand, gestützt auf gewisse oberflächliche oder missverstandene Beobachtungen von Schwangerschaft bei unwegsamen Tuben, unverletztem Hymen u. s. w. SPALLANZANI stellte seine Versuche mit Eiern und Saamen von Fröschen und Fischen, welche er aus deren Keimdrüsen selbst entlehnte, an. Er fand, dass reife Eierstockseier künstlich mit reifem Saamen in Berührung gebracht, sich unter sonst günstigen Verhältnissen ebenso entwickelten, wie natürlich befruchtete, dass aber weder unreife Eierstockseier durch reifen Saamen, noch reife Eier durch Hodenflüssigkeit, in welcher die Saamenfäden noch nicht vollständig entwickelt waren, befruchtet werden können. Er wies ferner nach, dass der reife Saamen seine Befruchtungskraft verloren hat, wenn seine Saamenfäden ihre Beweglichkeit eingebüsst haben, sei es durch Verweilen an der Luft, oder durch den Einfluss störender Zusätze. Nur Wasser machte in letzterer Beziehung eine Ausnahme; obwohl dasselbe rasch die Bewegungen der Saamenfäden vernichtet, behält doch der Saamen selbst in unendlichen Verdünnungen noch seine Wirksamkeit; SPALLANZANI vermischte 0,032 Grmm. Saamen mit 500 Grmm. Wasser und fand, dass ein Tropfen dieser Mischung, welcher nur 0,000000008 Mgr. Saamen enthielt, doch noch befruchtete, und die Entwicklung eben so rasch als bei der Einwirkung reinen Saamens von Statten ging. Weiter bewies er, dass die Befruchtungskraft

des Saamens an die Gegenwart von Saamenfäden gebunden ist. Dies folgte nicht mit Nothwendigkeit aus der schon erwähnten Erfahrung, dass Saamen mit unentwickelten oder mit bewegungslos gewordenen Saamenfäden unwirksam ist; denn es wäre möglich, dass in ersterem Falle die Saamenflüssigkeit ebenfalls noch nicht ihre volle Reife erlangt hätte, im zweiten Falle dieselbe Ursache, welche die Beweglichkeit der Saamenfäden aufhebt, auch eine die Befruchtungskraft vernichtende physikalische oder chemische Veränderung der Zwischenflüssigkeit bedingt hätte. Dass aber wirklich die Saamenfäden selbst die Träger des befruchtenden Princips, oder wenigstens die unentbehrlichen Vermittler der Befruchtung sind, lehrten SPALLANZANI's Versuche mit Filtration des Saamens; das Filtrat, in welchem das Mikroskop keine Formelemente entdeckt, ist unter allen Umständen unwirksam, während der auf dem Filter bleibende, fast nur aus Saamenfäden bestehende Rückstand sich in hohem Grade befruchtungskräftig zeigt. Wie für den Saamen, so waren auch einige das Ei betreffende Bedingungen der Befruchtung durch Erfahrung und Experimente festgestellt; abgesehen von der schon erwähnten Bedingung der vollen Reife des Eies, war ermittelt, dass der Saamen, um befruchten zu können, mit der im Eierstock gebildeten Hülle des Eies in Berührung kommen muss, indem er durch die späteren im Eileiter hinzutretenden accessorischen Hüllen in der Regel nicht hindurch zu wirken vermag, besonders nicht, wenn dieselben eine beträchtliche Consistenz haben. Diese Bedingung erklärt die Nothwendigkeit der Begattung und inneren Befruchtung z. B. bei den Vögeln, während sich andererseits die Möglichkeit äusserer Befruchtung bei den Fröschen, trotz der nicht unbeträchtlichen Eiweissumhüllung des Eies, aus deren weicher Consistenz erklärt. Dass chemische oder grobe physikalische Veränderungen des Eies die Befruchtung unwirksam machen, versteht sich von selbst.

Alle die bisher genannten, durch mühsame Experimente zu Tage geförderten Befruchtungsbedingungen haben in neuester Zeit durch die Entdeckung, dass der eigentliche Befruchtungsvorgang in dem Eindringen der Saamenfäden in das Innere des Eies besteht, eine einfache Erklärung erhalten; wäre diese Thatsache früher constatirt gewesen, so hätten sich alle diese Bedingungen *a priori* construiren lassen. Die Geschichte der bezeichneten Entdeckung ist eine der interessantesten der ganzen Physiologie, wir glauben daher am zweckmässigsten zu verfahren, wenn wir die zu erörternden Thatsachen in historischer Reihenfolge ordnen. Die Behauptung, dass die Saamenfäden in den Dotter eindringen, ist sehr alt, weit älter als die Entdeckung, die Entdeckung aber auch ist älter, als der allgemeine Glaube daran; ich selbst habe mich noch vor drei Jahren bemüht, zu beweisen, dass keine unbedingt glaubwürdige Beobachtung für den Saamenfädeneintritt vorliege, die meisten entschieden irrig seien. Die älteren Angaben waren völlig aus der Luft gegriffen, entweder blossen Phantasien entsprungen, wie z. B. der Idee, dass das Saamenthierchen selbst die Grundlage des Embryos, der *homunculus* sei, oder auf die rohesten Beobachtungen, z. B. von der allgemeinen Formähnlichkeit der *chorda dorsalis* (der Grundlage

der Wirbelsäule des Embryos) mit einem Saamenfaden gegründet.[3] Der Erste, welcher Saamenfäden im Inneren des Eies wirklich gesehen hat, ist ohnstreitig M. Barry;[4] so bestimmt ihm früher dieses Verdienst abgesprochen wurde, so lange seine Beobachtungen vereinzelt dastanden und ihre Constatirung Niemandem gelang, so gerecht ist es, ihn jetzt als den Entdecker des wichtigen Factums zu bezeichnen. Barry theilte im Jahre 1840 mit, dass er eigenthümliche Oeffnungen im Kaninchenei und einmal innerhalb eines solchen einen Körper, welcher die grösste Aehnlichkeit mit einem vergrösserten Saamenfaden hatte, beobachtet habe; im Jahre 1843 dagegen giebt er bestimmt an, wiederholt im Inneren von Kanincheneiern aus dem Eileiter Saamenfäden erkannt zu haben. Jene erste Beobachtung Barry's erscheint noch heutzutage in sehr zweifelhaftem Lichte, denn weder lässt Barry's Abbildung jene vermeintliche grosse Aehnlichkeit des fraglichen Objects in der Oeffnung mit einem Saamenfaden einleuchten, noch ist es bis jetzt gelungen, die Existenz jener nach Barry durch allmälige Verdünnung der Wandung entstehenden (Mikropylen) Oeffnungen in der *zona pellucida* zu constatiren; im Gegentheil sucht Meissner[5] aus Barry's Beschreibung und Abbildung derselben und nach eigenen Beobachtungen wahrscheinlich zu machen, dass dieselben zufällige, durch die Präparation entstandene Risse der Zona gewesen seien. Nicht so waren Barry's spätere Angaben durch directe Gegengründe zu entkräften; die Gründe, warum man insbesondere auf Bischoff's Autorität hin allgemein eine Täuschung Barry's annahm, lagen theils in dem Umstande, dass Barry's embryologische Arbeiten reich an entschieden irrigen Angaben sind, welche von Beobachtungstäuschungen herrühren, theils in der leichten Erklärlichkeit der Täuschung Barry's aus einer Verwechslung auf der Zona befindlicher Saamenfäden mit innerhalb derselben befindlichen, und drittens in der Versicherung der ersten Autorität in Befruchtungsbeobachtungen, Bischoff's, trotz sorgfältiger Untersuchung zahlloser befruchteter Säugethiereier niemals einen Saamenfaden im Dotter wahrgenommen zu haben. Bei der Wichtigkeit der Sache können diese Gründe wohl noch jetzt genügen, den Skepticismus, mit welchem Barry's Angaben beurtheilt wurden, zu entschuldigen. Der festgewurzelte Unglaube an das Eindringen der Spermatozoen wurde auch nicht erschüttert, als dasselbe von zwei anderen englischen Forschern bei anderen Thieren auf's Neue beschrieben wurde, von Nelson für die Ascarideneier und von Newport für die Froscheier.[6] Nelson, von dessen Arbeit bereits wiederholt die Rede gewesen ist, beobachtete bei *Ascaris mystax*, dass jene eigenthümlichen, erst im weiblichen Eileiter vollkommen ausgebildeten, kegelförmigen glänzenden Saamenkörperchen (pag. 1235) die von oben aus dem Eierstock herabkommenden Eier dadurch befruchten, dass sie sich einfach in die nach seiner Ansicht hüllenlose Dottersubstanz an irgend einer Stelle hineindrücken, sich darin in unregelmässige durchsichtige Masse verwandeln und endlich verschwinden, worauf die Furchung beginnt. Newport sah die Saamenfäden der Frösche in Menge durch die Eiweisshülle der Froscheier senkrecht sich einbohren, konnte sie Anfangs immer

nur bis zur Dotterhaut verfolgen; später dagegen gelang es ihm, sie auch innerhalb der Dotterhaut wahrzunehmen. Beide Arbeiten hatten noch wenig Beachtung gefunden, als KEBER[7] auftrat und mit grösster Bestimmtheit das Eindringen der Saamenfäden in die Eier der Najaden und des Kaninchens durch präformirte Oeffnungen, für welche er zuerst den aus der Pflanzenanatomie entlehnten Namen „Mikropyle" einführte, beobachtet zu haben behauptete. Leider sind KEBER's Angaben, so weit sie die Befruchtung des Kanincheneies betreffen, die gröbsten Irrthümer, unverzeihliche Fehlschlüsse aus fleissigen und wahrscheinlich richtigen Beobachtungen, soweit sie die Befruchtung des Najadeneies betreffen, grösstentheils auf ungenügende oder unrichtige Beobachtungen begründet, und ebenfalls reich an falschen Interpretationen des wirklich Gesehenen. Nur wenige Data zum Beleg dieses Urtheils. KEBER beschreibt als Kanincheneier Bläschen, deren Wand aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern besteht, reichlich von Capillargefässen durchzogen ist, hier und da auch Fettzellen enthält, und auf ihrer Innenfläche von einem Flimmerepithel überzogen ist; im Innern dieses Bläschens findet sich als Dotter ein maulbeerförmiger, flimmernder, um sich selbst rotirender Körper, und neben ihm vereinzelte kleine, den Beeren des ersteren entsprechende, ebenfalls flimmernde Körperchen! Diese Bläschen sassen meist an der Aussenfläche der Tuben oder des Uterus mit einem Stiel auf, in dessen Innerem ein frei mündender Kanal, die Mikropyle, verlief! Diese complicirten Gebilde, deren Beschreibung Punkt für Punkt einen Widerspruch gegen ein Cardinalmerkmal eines thierischen Eies enthält, in denen jeder Unbefangene die längst bekannten Schleimhautbläschen der Eileiter mit losgerissenen Partikelchen des Eileiterepithels im Innern ohne Weiteres erkennt, sind die Objecte, in deren Mikropylen KEBER die Saamenfäden eintreten gesehen haben will; eine solche Naivetät würde höchstens als Curiosum beachtet worden sein, wenn nicht KEBER mit unglaublicher Zuversicht seine monströsen Behauptungen vertheidigt hätte. Nicht ganz so arg sind KEBER's Angaben über die Najadenbefruchtung; hier hat KEBER wenigstens wirkliche Eier vor sich gehabt, wenn er auch ihren Bau falsch beschreibt; allein dafür sind die Gebilde, welche nach seiner Angabe durch die Mikropylen in diese Eier eindringen, keine Saamenkörperchen, und jedes Moment des vermeintlichen Befruchtungsvorganges eine physiologische Unwahrheit. Es soll die Befruchtung nicht, wie Andere glauben und wissen, äusserlich, sondern im weiblichen Eileiter, nicht an reifen Eiern, sondern an den unreifen, nicht zu bestimmten Zeiten nur, sondern das ganze Jahr hindurch erfolgen, die Saamenkörper beim Eintritt in den Eileiter (der eine Begattung voraussetzt!) ihre Schwänze verlieren, weil KEBER im Eileiter schwanzlose Körnchen fand, die er für Saamenkörper erklärt und im Innern des Dotters wiedergesehen haben will u. s. w. Es haben diese KEBER'schen Fabeln, auf welche wir nicht näher eingehen können, die gebührende Würdigung erhalten; wenn das Urtheil von allen Seiten hart und schroff ausgesprochen worden ist, so hat das KEBER seiner eigenen anmaassenden Darstellungsweise allein zuzuschreiben. Ich[8] habe mir zuerst die Mühe

genommen, den Werth der Keber'schen „Entdeckungen" zu beleuchten; bald darauf haben gleichzeitig Bischoff [9] und v. Hessling [10] (später auch Meissner) insbesondere den die Najaden betreffenden Keber'schen Angaben eine ausführliche Widerlegung gewidmet, das Mährchen vom Kaninchenei bedurfte einer solchen nicht. Trotz alledem bleibt den Keber'schen Arbeiten ein Verdienst, welches ihnen einen Platz in der Geschichte der Befruchtungslehre sichert, das Verdienst nämlich, neue exacte Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang angeregt zu haben, durch welche die Wahrheit zu Tage gekommen ist. Kurze Zeit, nachdem Bischoff seine Widerlegung Keber's und Nelson's veröffentlicht hatte, erschien eine neue Arbeit von ihm,[11] in welcher er das von Newport beim Froschei und von Barry beim Kaninchenei beobachtete Eindringen der Spermatozoen nach eigenen Untersuchungen bestätigt. Da beim Froschei diese wichtige Beobachtung am leichtesten zu wiederholen ist, beschreiben wir kurz Methode und Thatsachen. Bischoff räth, im Frühjahr ein Froschpärchen, welches sich schon möglichst lange umfasst hält, daher dem Acte der Befruchtung möglichst nahe ist, einzufangen, damit man beide Geschlechtsstoffe vollkommen reif aus den untersten Enden der männlichen und weiblichen Leitungsorgane entnehmen kann. In den ausgepressten, mit etwas Wasser verdünnten Inhalt der Saamenblasen legt man eine Anzahl Eier, und untersucht dieselben alsbald, indem man sie unverletzt mit Wasser zwischen die Platten eines Compressoriums bringt. Man erblickt dann die Oberfläche der Eiweisshülle des Eies besetzt mit Saamenfäden, von welchen ein Theil unter bohrenden Bewegungen des Fadens unter den Augen des Beobachters in radialer Richtung mit dem Körper voran in die Eiweissschichte mit grosser Geschwindigkeit sich einbohrt. Die innersten dichtesten Schichten der Eiweisshülle (welche Newport irrthümlich als Dotterhaut oder Chorion beschreibt) sind Anfangs noch so undurchsichtig, dass es nicht gelingt, die in sie eindringenden Saamenfäden weiter zu verfolgen; wartet man, bis sie durch Wasser aufgequollen sind, so sieht man auch in ihnen Massen von Spermatozoiden, senkrecht gegen den Dotter gerichtet, wie Nadeln stecken, einzelne bis zur wahren Dotterhaut vorgedrungen; allein die meisten bereits bewegungslos, so dass der Act des Eindringens von Bischoff nie gesehen wurde. Dafür fand er dieselben nach dem Eintritt im Innern des Eies wieder; da der Dotter der Frösche sehr undurchsichtig ist, muss man die Spermatozoiden in dem hellen Zwischenraum zwischen Dotter und Dottermembran, welcher sich unmittelbar vor dem Beginn der Furchung an dem schwarzen Pole des Eies bildet, aufsuchen. Was das Säugethierei betrifft, so hatte Bischoff bei seinen trefflichen Untersuchungen über das Kaninchen- und Hundeei zahllose Eier aus dem Eileiter beobachtet, deren Zona auf das Dichteste mit Saamenfäden besetzt war, niemals aber, auch wo einer oder mehrere derselben im Innern sich zu befinden schienen, sich davon durch objective Beweise überzeugen können, und dies war der Grund, aus welchem er auch die Richtigkeit der Barry'schen Angaben bezweifelte. Jetzt aber, nachdem er selbst die Richtigkeit des Factums beim Froschei eingesehen, gelang

es ihm, auch beim Kaninchenei durch „erneute Sorgfalt, bessere Instrumente und Glück" Saamenfäden unzweifelhaft im Innern zu beobachten. Er fand bei einem Kaninchen 48 Stunden nach der Begattung in einem Eileiter 7 bereits ziemlich weit in der Furchung vorgeschrittene Eier, welche sämmtlich mit Saamenfäden besetzt waren, und theilweise auch solche im Innern zu enthalten schienen, so weit sich aus ihrer Deutlichkeit bei bestimmten Stellungen des Focus schliessen liess. Bei einem dieser Eier gelang es Bischoff, mit einer Nadel die umgebende Eiweissschicht allmälig abzuschälen und eine Oeffnung in die Zona zu stechen, ohne dass der Dotter ausfloss; als er dieses Ei unter das Compressorium brachte und abwechselnd stärker und schwächer drückte, sah sowohl er als Leuckart bei jedem Druckwechsel einen Saamenfaden im Innern frei hin und her fliessen. Bei einem zweiten Ei sah Leuckart nach dem Sprengen desselben einen Saamenfaden deutlich zwischen den Dotterkugeln aus der Oeffnung ausfliessen. Zu gleicher Zeit war es auch Meissner [12] gelungen, bei vier ziemlich am Ende des Furchungsprocesses angelangten Kanincheneiern sich und gewichtige Zeugen von der Gegenwart von zahlreichen (je 10) bewegungslosen, aber vollkommen erhaltenen Spermatozoiden im Innern jedes derselben zu überzeugen. Dass sie wirklich im Innern befindlich waren, schliesst Meissner aus folgenden Gründen mit vollem Recht: erstens erschienen sie sämmtlich (mit einer einzigen Ausnahme) innerhalb der inneren Kreiscontour der Zona, zweitens fanden sich viele dicht an dieser Contour, gleich deutlich mit derselben und den im Focus befindlichen Furchungskugeln, und drittens sah Meissner viele derselben beim Zerdrücken des Eies mit der Dottermasse ausfliessen.

Nachdem durch diese ersten Beobachtungen der lange bestrittene Eintritt der Saamenfäden in das Innere des Eies zunächst bei Frosch- und Kanincheneiern sicher erwiesen war, durfte mit grosser Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass bei allen Thieren der wesentliche Vorgang der Befruchtung derselbe sei, überall eine Zumischung der Formelemente des Saamens zu dem Inhalt der Eizelle stattfinde. Die mit Bestimmtheit zu erwartende Bestätigung dieses Schlusses durch directe Beobachtungen ist auch jetzt bereits in so grossem Umfange erfolgt, dass ohne Bedenken der Eintritt der Saamenfäden als allgemeines ausnahmsloses Gesetz der thierischen Befruchtung ausgesprochen werden darf. Eine neue Befestigung hat dieses Gesetz durch die Auffindung der „Mikropylen" bei einer grossen Anzahl thierischer Eier (s. §. 281) gefunden. Von speciellen Beobachtungen sind vor allen die zahlreichen von Leuckart [13] an Insecteneiern gemachten hervorzuheben; er fand nicht allein bei fast allen untersuchten Arten dieser grossen Klasse die oben beschriebenen präformirten Eintrittsöffnungen in den mannigfachsten Gestalten, sondern überraschte auch häufig die Saamenfäden *in flagranti*, im Eintritt durch jene Thore begriffen (*Fig.* 1, pag. 1224). Es sind ferner hervorzuheben Meissner's [14] sorgfältige Beobachtungen über den Befruchtungsact bei *Mermis albicans*, *Ascaris mystax* und anderen Nematoden, Lumbricus, ferner eben-

falls bei Insecten, bei welchen Meissner unabhängig von Leuckart gleichzeitig die Mikropylenapparate entdeckt hatte. Ferner erinnern wir an die schon erwähnte höchst interessante Auffindung von Spermatozoen im Innern des befruchteten (weiblichen) Bieneneies durch v. Siebold.[15] Endlich machen wir auf die höchst wichtige Bestätigung des fraglichen Factums im Bereich der Pflanzenwelt aufmerksam; es ist bereits mehrfach bei gewissen Kryptogamen das Eindringen der oben beschriebenen Saamenkörperchen in das Innere der weiblichen Spore beobachtet worden. Vor Allem sind Pringsheim's[16] treffliche Beobachtungen des Befruchtungsvorganges bei Oedogonium zu erwähnen. Die Beschreibung der Befruchtung von Fucus,[17] bei welchem sich die kleinen Schwärmsporen in Massen radial in die Oberfläche der Spore (Dotterkugel) einbohren, durch ihre Schwingungen dieselbe in eine rotirende Bewegung versetzen und endlich in dem Innern verschwinden, erinnern auffällig an Meissner's Beschreibung der Befruchtung bei Lumbricus, nach welcher sich die Spermatozoen von allen Seiten in die weichen (membranlosen) gallertartigen Dotter einbohren, so dass sie mit dem verdickten Ende darin stecken, während die Schwänze zu schwingen fortfahren, und dadurch den Dotter, welcher oft einer mit Flimmercilien besetzten Zellenmasse gleicht, in eine rotirende Bewegung versetzen. Vielleicht ist die von Bischoff früher in seltenen Fällen beobachtete Rotation des Säugethierdotters ein ganz analoges Phänomen, eine Drehung durch die eingedrungenen sich noch fortbewegenden Saamenfäden.

Da uns eine detaillirte Beschreibung aller bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über das Eindringen der Saamenfäden in's Ei unmöglich ist, wollen wir die allgemeinen Sätze, welche sich bis jetzt daraus ableiten lassen, und die Fragen, welche weiteren Untersuchungen zur Lösung zu unterbreiten sind, aufsuchen.

Die Saamenfäden gelangen in das innere der Eizelle *theils durch ihre eignen Bewegungen, theils passiv, theils durch präexistirende Kanäle der Eihüllen, theils durch selbst gebahnte Oeffnungen derselben*, bei einigen Thieren, wie es scheint, vor der Gegenwart einer Dotterhaut überhaupt *in die nackte Dottersubstanz*. Die Beobachtungen von Newport und Bischoff am Froschei lassen keinen Zweifel übrig, dass hier und so wahrscheinlich in vielen anderen Fällen das Eindringen der Saamenfäden ein actives ist, insofern das Mittel dazu in ihren eigenen Bewegungen liegt. Hätte man vor Jahren diese regelmässige zweckmässige Bewegung der Saamenfäden gekannt, hätte man beobachtet, wie sie in grosser Anzahl, alle einem Ziele zusteuernd, sich in die Eiweissschicht des Froscheies mit grosser Geschwindigkeit einbohren, so hätte man sicher darin einen neuen gewichtigen Beweis für ihre thierische Natur, für ihre von einem Willen nach Zwecken geleiteten Bewegungen erblickt. Und in der That sind diese zweckmässigen Bewegungen wunderbar; es ist für den Teleologen leicht, den Eintritt in das Ei überhaupt als den Zweck aufzufassen, für dessen Erreichung die Saamenelemente mit Beweglichkeit begabt sind, schwer aber das Factum zu erklären. Welche Kraft treibt die Fäden centripetal und verhindert

sie, ihre Richtung zu ändern, wenn sie an den dichteren Eiweissschichten und endlich an der Dotterhaut auf mächtige Widerstände stossen? Beobachten wir die Fäden in ihrer Mutterflüssigkeit, so sehen wir sie von Widerständen aufgehalten, welche offenbar weit geringer als die genannten sind. Allerdings hat BISCHOFF nicht selten Saamenfäden gesehen, welche bis zur Dotterhaut vorgedrungen, an derselben sich umgebogen hatten, wie Nägel, welche in eine nachgiebige Masse eingetrieben, plötzlich auf eine undurchdringliche Schicht gestossen sind; allein ein Theil der Saamenfäden muss doch durch diese dichteste Schicht hindurch, wenn nicht auch am Froschei noch eine Mikropyle gefunden wird, was keineswegs unmöglich, ja sogar von PREVOST und DUMAS früher schon behauptet worden ist.[18] Fände sich eine solche, dann verlöre die Sache viel von ihrem Wunderbaren; es würden dann von allen an der ganzen Peripherie des Eies sich einbohrenden Spermatozoen nur diejenigen ihr Ziel erreichen, welche zufällig auf die Mikropyle stiessen. Es ist wohl möglich, dass eine solche Mikropyle auch bei ringsum geschlossener Eiweisshülle vorhanden ist, da überhaupt diese Oeffnungen überall nur in den im Eierstock selbst gebildeten Eihüllen, nicht in den vom Eileiter herrührenden sich finden, ferner die Mikropylen auch anderwärts nicht frei zu Tage liegen, sondern, z. B. auch bei den Insecten, mit Eiweisspfröpfen, welche von den Spermatozoiden durchbohrt werden müssen, verschlossen sind. Immerhin bleibt bei so dünner Dotterhaut, wie beim Froschei, recht wohl denkbar, dass die Spermatozoen durch energische bohrende Bewegungen sich selbst ihren Weg bahnen. Weit wahrscheinlicher ist es mir, dass sich beim Säugethierei doch noch eine Mikropyle findet, so vergeblich bis jetzt die Bemühungen, eine solche darzuthun, so zweifelhaft die Angaben BARRY's über die Existenz derselben. Es gründet sich diese Wahrscheinlichkeit einmal auf die Dicke und Derbheit der *zona pellucida*, zu deren Durchbohrung die Saamenfäden mit ihren kraftlosen nicht bohrenden Bewegungen und ihrem stumpfen Vorderende durchaus nicht befähigt erscheinen, zweitens auf den Umstand, dass Beobachter, wie BISCHOFF, welcher unzählige mit beweglichen Saamenfäden übersäte Säugethiereier vor sich gehabt hat, nie einen derselben radial gestellt in die Substanz der Zona eingedrungen gesehen haben, drittens auf die schon oben (pag. 1213) hervorgehobene Wahrscheinlichkeit, dass die Zona, wie die Eihülle des Fischeies, nicht homogen, sondern aus einer dünnen primären Dottermembran und einer secundär aufgelagerten (porösen) Belegmasse, Eikapsel, zusammengesetzt ist, daher vielleicht auch mit dem Fischei oder dem Insectenei die Mikropyle gemein hat. Möglich, dass MEISSNER in jenem einen oben erörterten Falle eine wahre Mikropyle beim Kaninchen vor sich gehabt hat, möglich, dass auch BARRY wirklich solche gesehen hat. Weniger wahrscheinlich ist, dass die Mikropylenbildung ein temporärer Vorgang ist, das Ei durch irgend welche Mittel (Resorption) dem Saamen während der Befruchtung sich öffnet und dann die Oeffnung wieder schliesst. Wo eine Mikropyle wirklich vorhanden ist, sehen wir die Benutzung derselben durch die Saamenfäden auf verschiedene Weise gesichert: entweder das Ei wird allseitig von solchen

Massen Saamenfäden umgeben, dass der Eintritt einzelner in das Innere ein unvermeidlicher Zufall ist, oder die Saamenfäden werden auf irgend eine Weise zu der Mikropyle dirigirt. Ersteres ist bei den Fischen der Fall, bei welchen die Menge der umgebenden Spermatozoen daher die Auffindung derselben im Innern des unversehrten oder geplatzten Eies sehr misslich macht; letzteres ist bei den Insecten der Fall. Es wird bei diesen, wie schon erwähnt, der Saamen bei der Begattung in das als Reservoir dienende Anhangssäckchen des Eileiters, das *receptaculum seminis*, aufgenommen, an dessen Mündung die Eichen bei ihrer spontanen Lösung vorbeipassiren müssen; der Mikropylenapparat liegt an dem vorderen oder oberen Pole des länglichen Eies. Wahrscheinlich erfolgt nun die Eröffnung des Saamentäschchens auf reflectorischem Wege in dem Moment, wo dieser Pol seiner Mündung vis-à-vis angelangt, oder eben an ihr vorüber ist, so dass das entleerte Saamentröpfchen unmittelbar und ausschliesslich auf diesen Pol abgesetzt, durch die hinter dem Ei sich schliessenden Eileiterwände vielleicht gegen dessen Mikropyle gedrängt wird. Bei denjenigen Thieren, deren Saamenfäden unbeweglich sind, kann der Eintritt derselben kein activer sein, sie müssen durch irgend welche bewegenden Kräfte *a tergo* entweder in vorhandene Mikropylen geleitet, oder in die nackte Dottermasse eingedrückt, oder vielleicht auch durch eine Dottermembran hindurchgepresst werden. Es liegen zum thatsächlichen Beweis dieser Voraussetzungen noch nicht ausreichende Beobachtungen vor; gerade einer der zur Entscheidung am besten geeigneten Fälle, der Befruchtungsvorgang bei Ascaris, ist, wie an mehreren Orten schon erläutert wurde, in den wesentlichsten Punkten noch streitig. Es ist zwar unseres Erachtens kein Zweifel, dass die zuerst von Nelson beschriebenen, von Meissner genauer untersuchten, bewegungslosen glänzenden Cylinderchen, welche im weiblichen Eiweissschlauch sich finden, die wahren Saamenkörperchen sind, aber es ist zweifelhaft (s. Anm. 14), ob die Eier die Meissner'schen Mikropylen wirklich besitzen und nur in diese die Saamenkörperchen eindringen, oder ob, wie Nelson behauptete, die fraglichen Elemente von allen Seiten dem nackten Dotter eingedrückt werden. Ueber die Zahl der Saamenfäden, welche factisch eindringen und eindringen müssen, um die Befruchtung in gehöriger Weise hervorzubringen, lässt sich ebenfalls noch nichts Gewisses aussagen. Es scheint dies bei verschiedenen Thieren verschieden zu sein, überall aber eine kleine Anzahl, vielleicht selbst ein einziger Saamenfaden zu genügen. Bei Säugethieren bieten die spärlichen bis jetzt gemachten Beobachtungen keine Bürgschaft, ob alle im Innern eines Dotters befindlichen Fäden aufgefunden worden sind, Meissner fand übrigens nicht wenige derselben, je 10 durchschnittlich in einem Ei; beim Frosch ist die Unsicherheit noch grösser, weil hier überhaupt nur an einer beschränkten Stelle ein eingedrungener Saamenfaden wahrgenommen werden kann. Bei den Insecten enthält der häufig am Mikropylenapparat gefundene Saamenpfropfen zahlreiche Saamenfäden, wie viele aber in's Innere dringen, ist zweifelhaft, auch durch Siebold's Beobachtungen an befruchteten Bieneneiern, in denen er immer

nur 2—3 Fäden fand, nicht sicher entschieden. Dass bei den Insecten und insbesondere den Bienen die Zahl der Eindringlinge nicht beträchtlich sein kann, lehrt eine Wahrscheinlichkeitsrechnung: der bei der einmaligen Begattung in das Receptaculum aufgenommene Saamenvorrath reicht auf 4—5 Jahre, trotz des in jedem Jahre für Tausende von (weiblichen) Eiern erforderten Consums. Es wäre von diesem Gesichtspunkte aus interessant, die Zahl der Saamenfäden im Receptaculum einer Königin unmittelbar nach der Begattung annähernd zu bestimmen und mit der genauer bestimmbaren Zahl der von diesen Individuen im Lauf der Zeit gelieferten weiblichen Eier zu vergleichen. Erwähnenswerth ist noch, dass unter den Pflanzen bei Oedogonium offenbar ein einziger Saamenkörper zur Befruchtung genügt.

Die wichtigste weitere Frage ist ohnstreitig die: was wird aus den in das Ei eingedrungenen Saamenfäden? Leider ist auch diese durchaus noch nicht exact beantwortbar, nur bei sehr wenigen Thieren sind Andeutungen der Schicksale dieser *corpora delicti* beobachtet worden; an Erdichtungen hat es auch hierüber in älterer Zeit nicht gefehlt. So viel steht fest, dass die eingedrungenen Saamenfäden früher oder später sich auflösen, ohne dass irgend ein bestimmtes, vor den übrigen Dotterelementen hervortretendes Gebilde aus ihnen entstände; die Auflösung geht vielleicht unter gleichzeitiger chemischer Metamorphose vor sich. Nelson beschrieb bei *Ascaris mystax* eine der Auflösung vorangehende Umwandlung der in die Eier eingedrängten kegelförmigen Spermatozoiden zu unregelmässigen durchsichtigen Massen, welche dem Dotter ein gefleckles Ansehen geben. Bischoff bestreitet das Eindringen jener Kegelchen, daher auch ihre angebliche Umwandlung, und erklärt das zuweilen sich zeigende fleckige Ansehen als eine durch Wasser bewirkte ungleiche Vertheilung der Dotterkörnchen in der durchsichtigen Bindemasse („Sarkode"). Meissner dagegen hat, wie erwähnt, Nelson's Beobachtungen in den Hauptpunkten bestätigt, und besonders auch die Metamorphosen der Spermatozoen im Ei genauer verfolgt, die Ergebnisse seiner Untersuchungen am Ei der Ascariden und des Regenwurms glaubt er dahin zusammenfassen zu müssen, dass die (regressive) Metamorphose der Saamenkörperchen im Dotter in einer allmäligen Verwandlung in Fett bestehe, und vollkommen identisch mit der Veränderung sei, welche die nicht eingedrungenen Saamenkörperchen bei ihrer Rückbildung erleiden. Er beschreibt den Vorgang bei den Ascariden folgendermaassen: Die Contouren des glockenförmigen Theils des Saamenkörperchens werden schärfer, dunkler, es wird dieser Theil glänzender, stärker lichtbrechend, während er sich gleichzeitig mehr und mehr abrundet, und der flockige Anhang, ohne in diese Umwandlung einzugehen, verschwindet; so werden die Körperchen Anfangs in längliche glänzende Stäbchen verwandelt, welche sich allmälig abrunden, und endlich in grössere oder kleinere in Aether lösliche sphärische Tröpfchen zerfallen. Aehnlich verhält sich die Sache bei dem Regenwurm. Meissner vergleicht hier die Abrundung der fadenförmigen Spermatozoen zu länglichen Fetttropfen mit dem Schmelzen eines eckigen Metall-

stückchens. Das ist fast Alles, was wir von directen Beobachtungen über die Schicksale der Befruchtungselemente haben, und das ist genau betrachtet sehr wenig. Bei den Säugethieren und Insecten ist noch gar nichts darüber ermittelt; von Interesse ist in Bezug auf die letzteren nur der Umstand, dass v. Siebold im Innern der Bieneneier zuweilen noch bewegliche Saamenfäden antraf. Bei *Oedogonium* ist von Pringsheim die Auflösung der eingedrungenen Schwärmsporen direct verfolgt worden. Einen besonderen Werth legt Meissner mit Recht auf die Thatsache, dass die Veränderungen der Saamenelemente im Dotter ganz dieselben sind, wie ausserhalb, dass sie deshalb lediglich den Schlussact der gewöhnlichen Reihe von Entwicklungsphasen darstellen, welcher, ausschliesslich durch die Constitution der Saamenkörperchen selbst bedingt, in gleicher Weise eintritt und abläuft, mag dasselbe seine Bestimmung erreicht oder verfehlt haben; es ist also nicht der Dotter, welcher eine specifische Einwirkung auf das Saamenkörperchen ausübt, es ist nicht die Befruchtungsveränderung eine specifische. Freilich ist zu wünschen, dass diese zunächst nur für die Ascariden constatirte Thatsache auch anderwärts erwiesen werde, indessen lässt sich diese Bestätigung mit hoher Wahrscheinlichkeit voraussehen. Auch in Bezug auf den Modus der Metamorphose sind noch weitere Untersuchungen nöthig; denn erstens dürfen wir uns nicht verhehlen, dass ein sicherer Beweis für die Fettnatur der metamorphosirten Saamenkörper von Meissner nicht geliefert ist, da das glänzende Ansehen und die beiläufig erwähnte Löslichkeit in Aether nicht genügend sind, zweitens müssen wir hoffen, künftig etwas Genaueres über die Natur dieser Fette zu erfahren. Bestätigt sich Meissner's Behauptung, so ist dem Befruchtungsvorgang auf's Neue ein Theil seines früheren Nimbus benommen; denn es scheint *a priori* nicht recht mit der eigenthümlichen Rolle der Saamenfäden zu stimmen, dass sie am Ort ihrer geheimnissvollen Thätigkeit ein so gemeines Schicksal erfahren, dieselbe Umwandlung, welche die pathologische Anatomie uns als regelmässige Untergangsform bei fast allen unthätig und unbrauchbar gewordenen an Eiweisskörpern reichen Gewebselementen kennen lehrt. Der gelähmte atrophirende Muskel, wie die vom Centrum getrennte untergehende Nervenröhre, durchlaufen bei ihrer regressiven Metamorphose das Stadium der sogenannten fettigen Degeneration, bevor sie gänzlich verschwinden. Doch wäre es voreilig, hieraus zu schliessen, dass der Eintritt der Fettmetamorphose auch bei den Saamenfäden das Ende ihrer physiologischen Thätigkeit bezeichne, und nur ein Mittel zu ihrer Beseitigung darstelle.

So weit die Thatsachen; ein mit unendlichem Fleiss zu Tage gefördertes und doch viel zu dürftiges Material, um daraus eine vollendete exacte Theorie des Befruchtungsprocesses zu bauen. Alles, was bis jetzt ermittelt wurde, sind doch nur Bedingungen der Befruchtung, vergebens suchen wir nach Thatsachen, aus welchen wir eine Antwort auf die letzte Kernfrage nach dem Wesen der Befruchtung ableiten könnten. Die Erörterung dieser Frage könnte mit dem einfachsten Bekenntniss abgemacht werden, dass wir die Art der Einwirkung der in den Dotter

gedrungenen Saamenelemente, durch welche sie diesen zur Entwicklung anregen und befähigen, durchaus noch nicht kennen, nicht einmal eine haltbare Vermuthung darüber aufstellen können. Allein da man doch Erklärungen zu geben versucht hat, können wir uns eine Kritik derselben nicht ersparen. In älterer Zeit, wo man das Eindringen der Saamenfäden behauptete, ohne es beobachtet zu haben, war man ebenso freigebig mit hypothetischen Interpretationen ihrer Function im Dotter, indem man meistentheils sie in irgend ein bestimmtes Formgebilde, welches aus dem befruchteten Dotter hervorgeht, sich umwandeln liess, sei es in den Embryo selbst, sei es in die Grundlage seiner Wirbelsäule, die *chorda dorsalis*, sei es in die Kerne der Furchungskugeln. Wenn sich nun auch die Ahnungen unserer Vorgänger in Bezug auf das Factum des Eindringens selbst bewahrheitet haben, so ist dies doch keineswegs mit irgend einer jener weiteren Hypothesen der Fall. So weit bis jetzt die Beobachtungen reichen, lehren sie mit Bestimmtheit, dass der eingedrungene Saamenfaden sich spurlos auflöst, und geben uns dadurch die Ueberzeugung, dass das Wesen der Befruchtung auf dem am meisten versprechenden Wege der mikroskopischen Untersuchung nicht eruirt werden könne. Ebenso ungünstig für die Bestrebungen, dieses Räthsel zu lösen, ist die Thatsache, dass sich der Eintritt der befruchtenden Wirkung durch keine charakteristische Erscheinung im Dotter, durch keine bestimmte Phase der Entwicklungsvorgänge kund giebt. Wie wir schon früher erwähnt haben, verlaufen die ersten Umwandlungen in ganz gleicher Weise im befruchteten und nicht befruchteten Ei, der Unterschied ist nur der, dass ihr Fortgang in letzterem früher oder später in's Stocken kommt, aber auch nicht an einer bestimmten, überall gleichen Gränze, nicht in einer bestimmten Phase, deren genauere Analyse uns einen Anhaltepunkt zur Erklärung der Saamenwirkung zu geben verspräche. Das Niederschlagendste für unsere Hoffnungen ist entschieden der Nachweis der Parthenogenesis; wenn dieselbe auch nur eine seltene Ausnahme ist, so ist schon die Möglichkeit, dass in einzelnen Fällen das Ei ohne Zuthun des Saamens seine Umwandlungen bis zu Ende durchführt, ein Zeichen, dass die Einwirkung des Saamens wohl überhaupt keine tiefeingreifende ist, keine plötzliche auffällige Veränderung hervorbringt. Zu dieser Ueberzeugung muss eigentlich schon die Betrachtung des Generationswechsels führen, wenn wir z. B. sehen, dass bei den Aphidenammen ein mit dem Ei zwar nicht identisches, aber doch ihm sehr nahe stehendes Gebilde, der sogenannte Keimkörper, ohne Zutritt eines zweiten Geschlechtsstoffes zu einem vollkommen neuen Organismus sich umbildet. Der Reigen der Entwicklungsvorgänge des Dotters wird mit der sogenannten Furchung eröffnet; dieser ist es, in dessen Verlauf bei der Mehrzahl der Thiere der Stillstand im unbefruchteten Ei eintritt. Man könnte daher glauben, dass die groben Erscheinungen dieses Vorganges zwar identisch im befruchteten und unbefruchteten Ei, allein doch ein innerer nicht in die Augen springender Unterschied von Anfang an vorhanden sei, dass vielleicht wenigstens die Energie desselben eine ganz andere sei, wenn sich die

Substanz der (in Fett verwandelten) aufgelösten Saamenfäden der Dottermasse beigemengt habe. In dieser Weise spricht sich z. B. Meissner nach seinen Beobachtungen an Ascaris aus, indem er die der Furchung vorausgehenden, durch die Auflösung der ursprünglich groben Fettkörnchen des Dotters sich manifestirenden Umwandlungen des Dotters als Effect der chemischen Umsetzung der eingedrungenen Saamenkörperchen betrachtet. Allein wenn auch Meissner das *post hoc* in diesem Falle sicher dargethan, so fehlt doch jeder Beweis für das *propter hoc*, auf welchen Alles ankommt. Ob dieser überhaupt zu führen möglich ist, muss schon dadurch sehr zweifelhaft werden, dass nach Meissner's eigenen Beobachtungen und ebenso nach denen von Bischoff im Säugethierei die Saamenfäden noch unversehrt sich vorfinden, wenn die Furchung schon ziemlich oder vollständig ihr Ende erreicht hat. Kurz, es fehlt jeder, auch der kleinste thatsächliche Anhalt zur Erklärung des Wesens der Befruchtung. Nichts desto weniger giebt es eine Theorie der Befruchtung, welche von vielen Seiten mit Beifall aufgenommen und als Lösung des Räthsels betrachtet worden ist, es ist dies Bischoff's Contacttheorie.[19] Ich[20] habe früher mit Bestimmtheit gegen ihre Berechtigung zu dem Namen einer Erklärung protestirt, und mich bemüht, einerseits die Unsicherheit, oder besser den gänzlichen Mangel ihrer Grundlagen aufzudecken, andererseits nachzuweisen, dass sie im Grunde nichts Anderes ist, als die Umschreibung eines Räthsels mit einem neuen Räthsel. Meine Ueberzeugung ist noch heute dieselbe, während in gleicher Weise Bischoff wiederholt seine Theorie aufrecht zu erhalten und gegen die von verschiedenen Seiten erfahrenen Anfechtungen zu schützen gesucht hat.

Es giebt bekanntlich eine Reihe chemischer Vorgänge, welche, so verschieden sie an sich sind, doch das gemein haben, dass eine in chemischer Umsetzung begriffene Substanz bei Berührung mit einer anderen auch in dieser eine chemische Umsetzung hervorbringt, ohne dass die Einwirkung der ersten auf die zweite sich als Aeusserung der bekannten Affinitätsgesetze nachweisen lässt. Man hat diese Erscheinungen unter dem Namen der „Contactwirkungen" zusammengefasst, und der unbekannten Kraft, durch welche die primär in Umsetzung begriffene Substanz bei ihrer Berührung mit gewissen anderen Substanzen diese secundär ebenfalls zur Umsetzung disponirt, den Titel „katalytische Kraft" gegeben. Liebig ist es vor Allen gewesen, welcher diese Theorie ausgebildet, die betreffenden Erscheinungen aufgesucht und ihr untergeordnet hat. So sind namentlich die Gährungsprocesse als Contactwirkungen erklärt worden; der die Gährung hervorrufende sogenannte Fermentkörper ist eine in Zersetzung, d. h. in eigenthümlicher innerer Molecularbewegung begriffene Substanz, welche das Vermögen besitzt, einem anderen noch ruhenden, aber in grösster Spannung zu einer ähnlichen Bewegung befindlichen Körper ihre Bewegung mitzutheilen, ihn in ihre Bewegung mithineinzureissen. Als Gährungsprocesse betrachtet man auch die Mehrzahl der chemischen Verdauungsvorgänge, die Umwandlung der Albuminate in Peptone, des Stärkmehls in Zucker, des

Zuckers in Säuren, als Fermentkörper das „Pepsin" des Magensaftes, das „Ptyalin" des Speichels, die Eiweisskörper des Pankreas- und Darmsaftes, räumt daher den sogenannten Contactwirkungen einen ausgebreiteten Boden im thierischen Organismus ein; ja Bischoff ist geneigt, „die Wunder der Ernährung," überhaupt die specifischen Bildungen von Gewebselementen und Umsetzungsproducten in jedem bestimmten Organ aus solchen Contactwirkungen, aus der in jedem Organ specifischen Form der inneren Bewegung der Materie zu erklären. Es ist hier begreiflicher Weise nicht der Ort zu einer Discussion über die Contactlehre im Allgemeinen; nur so viel, dass ich, weit entfernt, das hohe Verdienst zu verkennen, welches sich Liebig durch seine geistreiche Theorie erworben, doch insofern Bischoff's Begeisterung nicht theile, als ich nur eine treffliche hypothetische Anschauungsform einer grossen Anzahl dunkler Vorgänge, nicht aber eine exacte wissenschaftliche Erklärung derselben in dieser Theorie erblicken kann, so lange Natur, Form und Ursachen der hypothetischen inneren Bewegungen und die Gesetze, nach welchen sie sich anderen Materien so mittheilen, dass daraus bestimmte Spaltungen und Umlagerungen der Atome resultiren, gänzlich dunkel sind. Die Umlagerung der Atome, welche die Eiweisskörper bei Berührung mit dem Pepsin und der freien Säure des Magensaftes erleiden, ist ein Vorgang, welcher sich nicht als Wirkung chemischer Verwandtschaften erklären lässt; man rechnet ihn zu den Gährungserscheinungen, weil er die wesentlichsten Analogien mit denselben zeigt, besonders durch die Thatsache, dass unendlich kleine Mengen des Fermentkörpers enorme Massen von Albuminaten in Peptone umsetzen können, allein eine Erklärung ist durch diese Einreihung in eine gewisse Klasse von Vorgängen nicht gegeben, so lange wir von letzteren nur gewisse allgemeine Merkmale, aber nicht das Wesen kennen. Nehmen wir an, dass das Wesen derselben in einer Mittheilung einer inneren Bewegung bestehe, so ist diese Annahme dadurch gerechtfertigt, dass weder die Umsetzung des Gährungserregers, noch die Bildung der Gährungsproducte ohne Bewegung der hypothetischen Atome denkbar ist. Sicher aber enthält diese Annahme ebensowenig eine Erklärung, als für den Physiker die einfache Annahme, dass das Licht in einer Bewegung bestehe, wenn Form, Geschwindigkeit und Fortpflanzungsgesetze dieser Bewegung nicht mit mathematischer Schärfe eruirt wären. Sehen wir nun, wie Bischoff die befruchtende Einwirkung des Saamens auf das Ei als Contactwirkung interpretirt. Der Saame ist nach ihm eine in fortwährender innerer Molecularbewegung begriffene Substanz, der Effect und Ausdruck dieser unsichtbaren Bewegung ist die grobe sichtbare Bewegung seiner Formelemente. Andererseits besitzt die Dottersubstanz des Eies eine beträchtliche Spannung zu Molecularbewegungen, die Spannung ist im reifen Dotter so gross, dass die Bewegungen auch spontan eintreten; der Effect dieser Bewegungen ist die fortschreitende Theilung des Dotters, der Furchungsprocess. Die Energie dieser spontanen Bewegungen ist aber gering; damit sie sich regelrecht bis zur vollständigen Embryonalentwicklung fortsetzen, muss ihnen eine höhere Intensität und eine bestimmte Richtung gegeben

werden; das ist die Aufgabe des Saamens. Er überträgt seine an den Saamenfäden haftende Molecularbewegung durch Contact auf die Molecüle des Dotters; früher, wo man die Saamenfäden nur bis auf das Ei verfolgt hatte, musste sich Bischoff entschliessen, eine Contactwirkung *par distance* anzunehmen, die Uebertragung der Bewegung durch die dicke indifferente Eihaut hindurch geschehen zu lassen, jetzt, wo die unmittelbare Berührung der Saamenfäden mit dem Dotter erwiesen ist, fällt jedes Hinderniss für die Mittheilung der Bewegung und ein gewichtiger (von ihm selbst freilich als „kurzsichtig" bezeichneter) Einwand gegen Bischoff's Theorie hinweg. Es ist mir unbegreiflich, wie Bischoff, dessen classische embryologische Arbeiten ihren hohen Werth vor Allem der Exactheit und Breite der thatsächlichen Unterlagen verdanken, bei einer solchen Theorie irgend eine Beruhigung fassen konnte, mit ihr eine Einsicht in das Wesen der Befruchtung gewonnen zu haben glaubt. Wenn Jemand heutzutage wagen wollte, die Muskelcontraction als eine Contacterscheinung zu „erklären", so würde er sicher einer erbarmungslosen Kritik anheimfallen, und doch hätte er dasselbe Recht, wie Bischoff bei der Befruchtungstheorie, könnte genau dieselben, vielleicht noch bessere Gründe vorbringen, in dem erregten Nerven eine innere Molecularbewegung sogar nachweisen, in der Muskelfaser eine grosse Spannung zur Molecularbewegung, ihre Contraction als Effect dieser Bewegung annehmen, die negative Stromschwankung des thätigen Muskels, welche genau dieselbe, wie im thätigen Nerven ist, als Beweis für die geschehene Mittheilung der inneren Bewegung ausgeben. Es ist nicht schwer, darzuthun, was Bischoff's Theorie unerklärt lässt, noch leichter, was sie selbst Unerklärtes und Unerklärliches enthält. Das Resultat der oben erörterten Untersuchungen über die Saamenfädenbewegung war, dass ihre Natur und Ursachen noch unbekannt sind, ihre Bezeichnung als vital in Koelliker's Sinne nichts weniger als eine Erklärung ist. Bischoff nennt die Bewegungen der Saamenfäden die Symptome einer Umsetzung der Molecüle ihrer Substanz, eine Erklärung, die mit anderen Worten dasselbe sagt, wie die Koelliker'sche Hypothese, daher auch denselben Werth hat. Geben wir auch zu, dass die Saamenfädenbewegung nicht durch äussere Agentien hervorgebracht wird, sondern einer von der Saamenfädensubstanz selbst ausgehenden Kraftentwicklung ihre Entstehung verdankt, geben wir damit zu, dass jeder Saamenfaden die Stätte einer continuirlichen Molecularbewegung ist, selbst da, wo die sichtbare Bewegung als Merkmal gar nicht vorhanden ist, so ist damit eben nur ein altes Räthsel durch ein neues ersetzt, und wenn man dieser hypothetischen, ihrer Natur nach ganz unbekannten Molecularbewegung eine Mittheilungsfähigkeit an die Dottermolekelmassen zuschreibt, so ist dies nicht viel besser, als wenn man dem menschlichen Körper eine innere Molecularbewegung zuschreibt, welche beim Tischrücken dem Holz sich mittheilt. Was den Dotter betrifft, so ist gewiss unläugbar, dass bei seiner Furchung und Embryonalbildung, wie bei jedem organischen Bildungsprocess, Molecularbewegung stattfindet, und wenn wir sehen, dass der Dotter sich spontan furchen, ja hier

und da spontan sich zum vollendeten neuen Individuum umwandeln kann, so können wir auch die Befähigung des Dotters zu diesen Veränderungen immerhin als eine Spannung zu den damit verbundenen Molecularbewegungen bezeichnen, wenn wir offen hinzusetzen, dass uns Natur, Gesetze und Ursachen dieser Molecularbewegung noch ein undurchdringliches Geheimniss sind. Damit aber, dass in Dotter und Saamen Molecularbewegungen stattfinden, ist noch kein Causalitätsverhältniss beider von Bischoff erwiesen, nicht dargethan, dass der Saamen durch Mittheilung seiner Bewegungen befruchtet; hierfür hat Bischoff nicht einmal einen Wahrscheinlichkeitsgrund beibringen können. Setzen wir die Frage, ob die Contacttheorie als Erklärung gelten könne, ganz bei Seite, so müsste doch wenigstens die Analogie der Befruchtung mit den Contactwirkungen erwiesen werden. Es lassen sich aber leichter wichtige Differenzen als Analogien zwischen beiden auffinden. Betrachten wir irgend eine in die Klasse gehörige Gährungserscheinung, so finden wir ausnahmslos, dass die als secundäre Molecularbewegung gedeutete Umsetzung nur durch den Contact mit dem Fermentkörper hervorgerufen wird, niemals spontan eintritt, im Dotter dagegen ist der spontane Eintritt Gesetz und Bischoff's Annahme, dass der Contact des Saamens hier nur die Intensität und Richtung der Bewegung bestimme, wird durch die erwiesene Möglichkeit der Parthenogenesis entkräftet. Wo findet sich denn die Spur eines objectiven Beweises, dass Energie und Richtung der Dotterbewegung durch den Saamen geändert wird, da der Eintritt der Befruchtung nicht durch irgend eine Erscheinung sich kund giebt? Es versteht sich von selbst, dass im befruchteten Dotter irgend etwas anders sein muss, als im unbefruchteten, was aber, lässt sich nicht sagen. Bei den Gährungsprocessen nimmt man Contactwirkung an, weil sich kein chemischer Wechselverkehr zwischen dem Substrat und dem Erreger nachweisen lässt, und ein solcher durch das Missverhältniss der Mengen des letzteren und der Gährungsproducte unwahrscheinlich ist. Bei der Befruchtung ist ein analoger Grund nicht vorhanden; es ist zwar ebenfalls eine chemische Einwirkung des Saamens nicht erwiesen, aber auch nicht unwahrscheinlich, da die Auflösung der Saamenfäden unter chemischer Umwandlung im Dotter beobachtet worden ist. Nichts spricht gegen die Möglichkeit, dass es die Zumischung der chemischen Stoffe der Saamenfäden ist, welche dem Dotter die nöthige chemische Zusammensetzung verschafft. Es liessen sich die Einwände gegen die Contacttheorie noch häufen, wir glauben aber bereits hinreichend gezeigt zu haben, dass weder von Bischoff die Analogie des Befruchtungsvorganges mit den bisher als Contactwirkungen aufgefassten Processen erwiesen ist, noch, wenn dies auch der Fall wäre, damit eine befriedigende Erklärung des Wesens der Befruchtung gegeben wäre.

Eine besser gestützte Theorie der Befruchtung lässt sich nicht mit Bestimmtheit an die Stelle der eben zurückgewiesenen setzen. Ich habe mich früher bemüht, die vor der Contacttheorie allgemein auch von Bischoff angenommene chemische Einwirkung des Saamens als Wesen

der Befruchtung zu vertheidigen, und bin noch heute nicht im Zweifel, dass dieselbe mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat. Da aber unmöglich ist, zu zeigen, von welcher Art die chemische Einwirkung des Saamens auf den Dotter, und auf welche Weise die durch ersteren bedingte Veränderung der Mischung des letzteren die Embryonalbildung bedingt, so ist es werthlos, die subjectiven Wahrscheinlichkeitsgründe anzuführen, besser, offen zu bekennen, dass das Wesen der Befruchtung noch ein dunkles Geheimniss ist.

Schliesslich nur noch eine kurze Besprechung einiger speciell die Befruchtung bei Menschen und Säugethieren betreffender Verhältnisse. In früherer Zeit ist viel gestritten worden, wo Saamen und Ei sich begegnen; jetzt ist festgestellt, dass die Befruchtung in der Regel auf dem Eierstock selbst im Moment, in welchem das Eichen seinen Follikel verlässt, stattfindet, indessen auch in den Ovarialanfängen der Tuben stattfinden kann. Schon längst hätten die zu Zeiten vorkommenden Fälle von Eierstocks- oder Bauchhöhlenschwangerschaft als Beweis gelten müssen, dass der Saame wenigstens ausnahmsweise bis zu den Ovarien vordringe, allein erst 1838 ist durch Bischoff direct bewiesen worden, dass der Saamen in der Regel bis zu den Eierstöcken dem Ei entgegengeführt wird. Während Anfangs schon die Auffindung von Saamenfäden im Uterus nach einer Begattung als wichtige Entdeckung begrüsst, und demzufolge allgemein der Uterus als Ort der Befruchtung angesehen wurde, bestand der nächste Fortschritt in der von Prevost und Dumas durch zahlreiche Beobachtungen constatirten Thatsache, dass die Spermatozoen regelmässig in die Tuben eindringen, und dem daraus gezogenen Schluss, dass die Begegnung von Saamen und Ei regelmässig im Eileiter stattfinde. Bischoff fand zuerst bei einer Hündin 20 Stunden nach der Begattung zahlreiche sich lebhaft bewegende Saamenfäden an den Fimbrien der Tubamündung und auf dem Eierstock selbst, an welchem mehrere Follikel stark angeschwollen, aber noch keiner geplatzt war; später hat Bischoff diese Beobachtung häufig auch bei anderen Säugethieren wiederholt, und andere Forscher: R. Wagner, Barry sie bestätigt. Der Grund, warum Prevost und Dumas niemals Saamenfäden auf den Ovarien fanden, liegt, wie Bischoff zur Evidenz erwiesen, einfach in dem Umstande, dass sie zu früh nach der Begattung, bevor der Saame Zeit gehabt hatte, bis zu den Eierstöcken vorzudringen, untersucht hatten, oder auch zu spät, nachdem die Follikel bereits geplatzt waren, und ihr austretender Inhalt den Saamen wieder von der Eierstockoberfläche entfernt hatte. Diesen positiven Beobachtungen Bischoff's gegenüber sind die auf negative Gründe gestützten Behauptungen Anderer werthlos; so namentlich Pouchet's[21] als Gesetz ausgesprochene Meinung, „dass der Saamen durch physiologische und physikalische Hindernisse abgehalten sei, bis zum Eierstock zu dringen, die Befruchtung regelmässig im Uterus, höchstens in den nächsten Eileiterabschnitten stattfinde.“ Dass eine Befruchtung im Eileiter nicht unmöglich, sondern dann eintreten wird, wenn das Ei gelöst wird, ehe der Saamen bis zu dem Ovarium gedrungen ist, versteht sich von selbst,

vorausgesetzt, dass das Ei sich nicht unmittelbar nach seinem Eintritt in den Eileiter mit solchen accessorischen Hüllen umgiebt, welche für den Saamen impermeabel sind. Ob jemals im Uterus Befruchtung stattfindet, ist sehr zweifelhaft, man könnte nur in solchen Fällen daran denken, in welchen abnormer Weise der Saamen nicht in die Tuben befördert wurde, das Eichen aber dieselben rasch und ohne sich durch Umhüllungen abzusperren durchläuft.

Eine Frage, welche bis auf die neueste Zeit der Gegenstand lebhafter Discussion war, ist die, ob beim Menschen die zur Entwicklung gelangenden, in Folge einer Begattung befruchteten Eichen spontan durch die Menstruation gelöste sind, oder ob die Begattung selbst, unabhängig von der Menstruation, die Lösung eines oder mehrerer Eichen herbeiführe. Dass man in früherer Zeit, bevor das Wesen der Menstruation erkannt, d. h. die periodische spontane Eilösung auch beim Menschen erwiesen war, einhellig sich dafür entschied, dass beim Menschen überhaupt nur durch die Begattung ein Ei zum Austritt aus seiner Bildungsstätte gebracht werde, kann uns weniger Wunder nehmen, als dass man auch jetzt noch, wo die Identität von Menstruation und Brunst so klar bewiesen ist, zweifeln kann, welche der beiden Annahmen die richtige. Nachdem für die ganze Thierreihe dargethan war, dass die weibliche Brunst lediglich bestimmt ist, die Eier zum Zweck der Befruchtung zu lösen, gleichviel, ob ihnen der Saamen durch eine Begattung innerhalb des weiblichen Organismus, oder in dem äusseren Medium zugeführt wird, nachdem für die zahllosen Fälle äusserer Befruchtung sich von selbst ergab, dass die zu befruchtenden Eichen völlig selbstständig sich lösen, aber auch bei innerer Befruchtung in vielen Fällen die Unabhängigkeit der Eilösung von der Begattung ganz evident war, z. B. bei Insecten, bei welchen der in die Receptacula durch den Coitus eingeführte Saamen oft lange Zeit auf die von oben herabrückenden Eichen warten muss, nachdem selbst für die Säugethiere das zeitliche Zusammenfallen männlicher und weiblicher Brunst, mithin auch der Begattung und der spontanen Eilösung diese Unabhängigkeit ausser Zweifel gesetzt hatte, musste schon der Analogie wegen das gleiche Verhalten auch für den Menschen mit voller Bestimmtheit erschlossen werden, so lange kein unzweideutiger directer Gegenbeweis vorlag. Die Annahme, dass beim Menschen, trotz der regelmässigen in bestimmten Perioden sich wiederholenden spontanen Eilösung, das Ei, welches zu seiner physiologischen Bestimmung mit Hülfe des Saamens gelangt, seine Lösung irgend einem Einfluss der Begattung verdanke, musste ungereimt erscheinen, da mit ihr die spontane Eilösung zu einem zwecklosen Luxus gestempelt wurde. BISCHOFF,[21] welcher durch seine trefflichen Beobachtungen zuerst das Wesen der Menstruation aufgeklärt hat, zog daher auch selbst den mit logischer Nothwendigkeit sich ergebenden Schluss, dass auch beim Menschen die befruchteten Eichen ausnahmslos spontan gelöste seien. Man hat freilich Gegenbeweise zu finden gemeint, allein bei näherer Betrachtung erscheinen dieselben als durchaus nicht stichhaltig. Man glaubte, dass

mit Bischoff's Annahme die sicher constatirte Thatsache nicht vereinbar sei, dass das menschliche Weib nicht blos zur Zeit der Brunst, sondern zu jeder Zeit, auch in der Mitte des freien Menstruationsintervalls fruchtbar begattet werden kann; das Eichen, welches in letzterem Falle befruchtet wird, meinte man, könne weder das durch die vorhergegangene Menstruation gelöste, noch das durch die folgende Menstruation zu lösende sein, da das früher gelöste nach 14 Tagen bereits zu Grunde gegangen sein müsse, das nächstfolgende aber keinen befruchtungsfähigen Saamen mehr vorfinde. Einen plausibeln Grund für dieses Vorurtheil hat Niemand beibringen können.[23] Wie lange ein gelöstes Eichen beim Menschen sich befruchtungsfähig in den Tuben oder im Uterus erhält, wissen wir gar nicht, da überhaupt noch nie an diesen Orten ein unentwickeltes Eichen hat aufgefunden werden können; man darf daher ebensowenig behaupten, dass ein solches Eichen nur unmittelbar nach seiner durch die Blutung angezeigten Lösung befruchtet werden könne, als einen Termin von 14 Tagen oder noch länger setzen. Dass aber der Saamen in den Eileitern und den Ovarien sich lange Zeit befruchtungskräftig erhält, ist unzweifelhaft nicht durch directe Beobachtungen an Menschen, wohl aber durch das, was wir über die grosse Tenacität des Saamens bei Thieren wissen. Wir wollen gar nicht so fern liegende Beispiele, wie von den Bienen, deren Saamen sich viele Jahre in den weiblichen Receptaculis befruchtungskräftig erhält, herbeiziehen, sondern berufen uns auf Bischoff's Beobachtungen an Säugethieren, welcher lange Zeit nach erfolgter Begattung immer noch bewegliche Saamenfäden auf den Eiern fand. Es ist vollkommen wahrscheinlich, dass in allen den zusammengetragenen Fällen, in denen fruchtbare Begattung in der Mitte zwischen zwei Menstruationen stattgefunden hat, der eingeführte Saamen bis zum Ovarium gedrungen ist und hier das Eichen, welches die *folgende* Brunst löste, erwartet hat. Wenn nach einer solchen Begattung keine menstruale Blutung mehr eingetreten ist, so darf man nicht, wie dies vielfach geschieht, meinen, dass auch die menstruale Eilösung ausgeblieben ist; die Eilösung kann ohne Blutung erfolgen, die Blutung bleibt aus, da die bevorstehende Eientwicklung die von der Blutcongestion bewirkten vorbereitenden Veränderungen des Uterus unentbehrlich macht. Es ist daher gänzlich falsch, wenn man bei einer 8—16 Tage *nach* einer Menstruation stattgefundenen fruchtbaren Begattung nur die Möglichkeit, ob das dieser angehörige Ei hat befruchtet werden können, in Betracht zieht, und wenn man diese Möglichkeit mit Recht läugnet, eine durch die Begattung selbst herbeigeführte Eilösung erwiesen glaubt. Sicher ist in solchen Fällen ein *nachträglich spontan* gelöstes Eichen das befruchtete gewesen. Möglich, aber bis jetzt nicht erwiesen, ist es übrigens, dass die mit der Begattung verbundenen Veränderungen im gesammten weiblichen Generationsapparat, den *Eintritt der folgenden spontanen Eilösung beschleunigen können*, indem die Begattung eine ähnliche Turgescenz, erhöhte Blutzufuhr in den Genitalien, selbst Anlegen der erigirten Tuba an das Ovarium herbeiführt, wie sie während der Menstruation sich zeigt. Wirkt eine Begat-

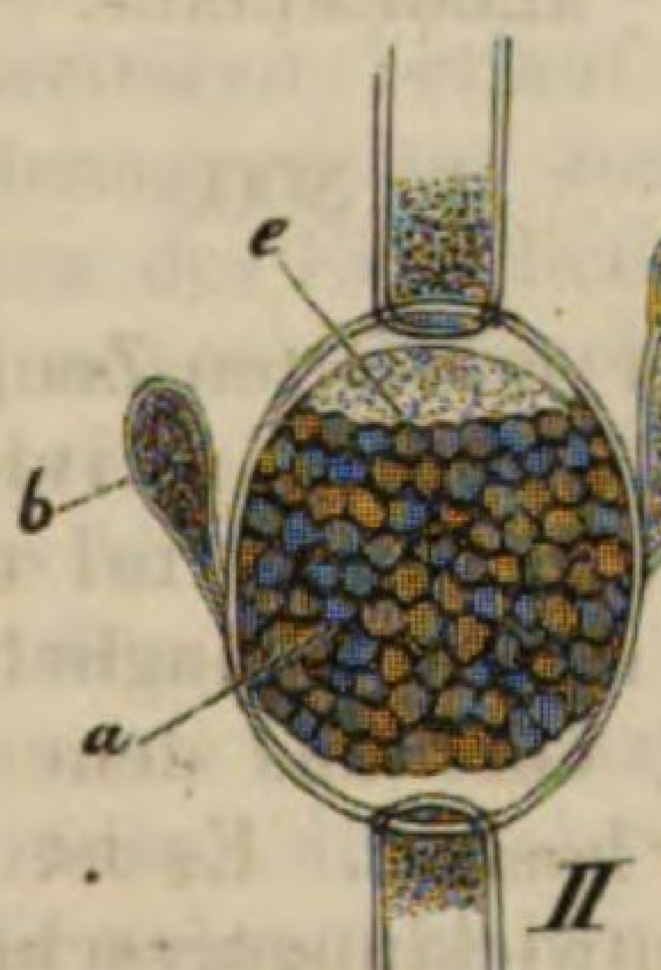
tung in dieser Weise beschleunigend, so behält deswegen die Lösung des Eichens natürlich die Bedeutung einer menstrualen, spontanen, die Menstruation überhaupt dieselbe unbedingte Wichtigkeit als *conditio sine qua non* für die Zusammenkunft von Saamen und Ei, wie die Brunst bei allen Thieren. Dass die Begattung beim Menschen weit häufiger als bei Thieren ihren Zweck verfehlt, ist nicht wunderbar; die Ursachen der Erfolglosigkeit können vielfacher Art sein, selbst wenn Saamen und Ei die normale Beschaffenheit haben, ist doch ein gegenseitiges Verfehlen beider, oder eine Begegnung unter Umständen, welche den Eintritt der Spermatozoen verhindern, leicht möglich. Bei den Thieren wird die Vereitlung der Zwecke der Begattung schon durch die genauere Einhaltung einer bestimmten Begattungszeit, aber auch durch die grössere Zahl der gleichzeitig dem Saamen entgegengeführten Eier verhindert, würde aber auch, wenn sie stattfände, wegen der seltneren Wiederkehr der Brunst, weit störender und gefährlicher für die Zwecke der Zeugung sein, als beim Menschen.

[1] In Betreff der älteren Geschichte der Befruchtungslehre verweisen wir auf BURDACH's *Phys.* Bd. I. pag. 503 und HALLER's *Elementa physiol. corp. hum.* Tom. VIII. Sect. 1. — [2] Vergl. SPALLANZANI, *expériences sur la génération*, deutsch Leipzig 1786; PREVOST und DUMAS, *Annal. d. sc. nat.* Tome III. pag. 129; NEWPORT, *Philos. transact. for the year* 1851, Part. I. pag. 169. — [3] Ueber die älteren Fabeln in Betreff des Eindringens der Spermatozoen und ihrer Bestimmung im Ei vergl. BURDACH a. a. O. pag. 599 und SPRENGEL, *Vers. einer pragm. Gesch. der Arzneik.* Bd. IV. pag. 284. Man hat die Saamenfäden mit menschlichen Gesichtern abgebildet, sie als Puppen betrachtet, aus welchen im Ei der Mensch auskriechen sollte; man hat die Saamenthierchen untereinander, wie die brünstigen Hirsche, um den Eintritt in das Ei kämpfen lassen, ihre Verwundungen dabei beschrieben u. s. w. — [4] M. BARRY, *Embryolog. research.* in *Philos. transact.* 1840, Part. II. pag. 532, 1843, Part. I. pag. 33 und *Proceed. of the royal society, June* 1853. — [5] MEISSNER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI. pag. 249. — [6] NELSON, *on the reproduct. of Ascaris mystax, Philosoph. transact. for the year* 1852, Part II. pag. 563; NEWPORT, *on the impregnat. of the ovum in the amphib. and on the direct agency of spermatoz.* ebendas. 1851, P. I. pag. 240; 1853, P. II. pag. 233 u. 271. — [7] KEBER, *über den Eintritt der Saamenzellen in das Ei*, Königsberg 1853, und *mikroskop. Untersuch. über die Porosität der Körper* (Anhang), Königsberg 1854. — [8] FUNKE, SCHMIDT's *Jahrb. d. ges. Med.* Bd. LXXX. pag. 118. — [9] BISCHOFF, *Widerlegung des von Dr.* KEBER *bei den Najaden und Dr.* NELSON *bei den Ascariden behaupteten Eindringens d. Spermatozoen in das Ei*, Giessen 1854. — [10] v. HESSLING, *einige Bemerk. zu d. H. Dr.* KEBER's *Abh.: Ueber d. Eintritt etc., Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. V. pag. 392. — [11] BISCHOFF, *Bestätigung des von Dr.* NEWPORT *bei den Batrachiern und Dr.* BARRY *bei den Kaninchen behaupteten Eindr. d. Sperm. in das Ei*, Giessen 1854. — [12] MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. Bd. IV. und *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. VI. pag. 246. — [13] LEUCKART, *über die Mikropyle u. den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern, zugleich ein Beitrag zur Lehre v. d. Befruchtung*, MUELLER's *Arch.* 1855, pag. 90. — [14] S. MEISSNER's öfters citirte Abhandlungen. Wir haben dem interessanten Streit über die Zeugung von *Ascaris mystax* bereits so viel Raum gewidmet, dass wir auch den die Befruchtung selbst betreffenden Theil kurz skizziren wollen. NELSON beschrieb die Eier zur Zeit der Befruchtung als nackte Dotterballen mit centralem Keimbläschen und liess die Saamenkörperchen von allen Seiten in sie eindringen, nach MEISSNER aber sind die Eier, die sich nach ihm durch Ausbuchtung aus Mutterzellen entwickeln (s. pag. 1234), mit einer Dotterhaut bis auf die kleine Stelle, an welcher das Ei mit dem Rest der Mutterzelle zusammenhing, umgeben. Die bei der Lostrennung entstandene Oeffnung am Stiel des Eies nennt MEISSNER die Mikropyle. An diese Mikropyle sollen sich die pag. 1298 beschriebenen kegelförmigen Saamenkörperchen mit ihrer flockigen Basis (nie mit dem glatten hinteren Ende) fest adhäriren, und allmälig in das Innere vordringen, oder vorgeschoben werden. BISCHOFF hält, wie NELSON, die Eier für nackt, läugnet aber die NELSON-MEISSNER'schen Saamenkörperchen, somit auch ihr Eindringen nach dem einen und dem anderen Modus. ALLEN THOMPSON stimmt voll-

ständig mit Nelson und Bischoff in Bezug auf das Fehlen der Dotterhaut an den Eiern am Befruchtungsort überein; er fand ihre Consistenz sogar geringer, als in den höheren Theilen des Genitalschlauches, ihre Oberfläche häufig uneben, die Saamenkörperchen sah er an allen Stellen derselben anhaften, nicht blos an Meissner's vermeintlicher Mikropyle, und zwar bald mit der flockigen Basis, bald mit dem glatten Ende; das vollständige Eindringen hat er nicht direct beobachtet, wohl aber die zu glänzenden Tropfen gewordenen Saamenkörperchen im Dotter älterer Eier wiedergefunden. Ich habe über den Befruchtungsvorgang selbst keine genügenden Beobachtungen, bin aber, wie schon oben erwähnt, von der Nacktheit der Eier überzeugt. — [15] v. Siebold, *wahre Parthenogenesis etc.* pag. 113. — [16] Vgl. Pringsheim, *über die Befruchtung u. Keimung der Algen* (abgedr. aus den *Monatsber. d. Berl. Akad.*) Berlin 1855 und *Unters. über Befruchtung und Generationswechsel der Algen* (*Auszug aus den Monatsber. d. Berl. Akad.*), Berlin 1856. Der von Pringsheim durch alle Stadien verfolgte Zeugungsvorgang bei *Oedogonium ciliatum* ist kurz folgender. Die aus Zellreihen bestehende Pflanze enthält (ausser den endständigen Borstenzellen) dreierlei Arten von Zellen: erstens die gewöhnlichen vegetativen Zellen *a*, welche in sich auf ungeschlechtlichem Wege eine Schwärmspore erzeugen, zweitens stark angeschwollene Zellen *b*, in welchen die ruhende Spore sich bildet, d. h. die weiblichen Generationsorgane, drittens Zellen, welche kleiner als die vegetativen sind, *c*, die männlichen Generationsapparate, welche in sich aus ihrem ganzen Inhalt eine einzige kleine Schwärmspore *d* (Mikrogonidium) erzeugen; bei *d* ist eine solche im Austreten begriffen dargestellt. Diese kleine Schwärmspore, welche Pringsheim ihrer Bestimmung zufolge bei Oedogonium als Androspore, Männchenbildner, bezeichnet, setzt sich nach kurzem Herumschwärmen auf oder dicht neben der weiblichen Generationszelle *a Fig.* II fest, und wächst hier zu einem wenigzelligen Pflänzchen, dem Männchen, *b* aus. Die obere Zelle des Männchens, das Antheridium (welche noch von der ursprünglichen Schwärmsporenmembran einen Deckel trägt) theilt sich durch eine horizontale Scheidewand in zwei Tochterzellen, die Specialmutterzellen *c c* der Saamenkörper. In jeder Specialmutterzelle entsteht ein einziger Saamenkörper, *d d Fig.* III, der oberste derselben hebt den Deckel des Antheridiums ab. Um diese Zeit sammelt sich in dem bedeutend geschwollenen, ganz von grobkörnigem grünen Inhalt erfüllten weiblichen Generationsorgan in der Spitze eine farblose feinkörnige Schleimmasse an (s. *Fig.* 3). Bald darauf bricht die Membran dieses Organes unter der Spitze auf, aus der Oeffnung dringt jene schleimige Masse hervor, erstarrt unter dem Auge des Beobachters zu einem Schlauch (Befruchtungsschlauch) *a*, *Fig.* IV, mit einer dem Männchen zugewendeten Oeffnung (Mikro-



I



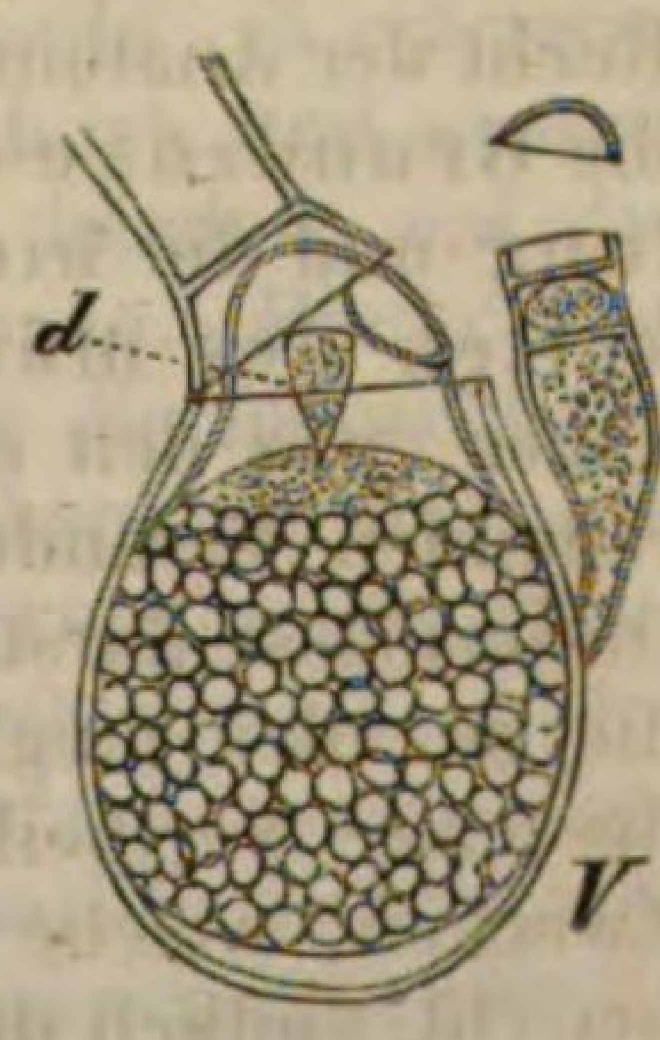
II



III



IV



V

pyle) *b*. Der übrige Theil der Schleimmasse zieht sich wieder zu der Inhaltskugel, und diese von der Wand zurück zu einer frei im Innern liegenden Kugel der Befruchtungskugel *c*. In diesem Momente hebt sich der Deckel des Antheridiums vollständig ab, der obere keilförmig gestaltete bewimperte Saamenkörper tritt heraus, und dringt durch die Oeffnung des Befruchtungsschlauches mit der Spitze voran in das weibliche Geschlechtsorgan (*d*, *Fig*. 5), senkt sich mit seiner Spitze in die Befruchtungskugel, und vermischt sich plötzlich, indem er gleichsam zerfliesst, mit ihr, ohne dass ausserhalb etwas zurückbleibt; nur im Innern der Befruchtungskugel, in jener vorher ganz klaren Schleimmasse am oberen Pole zeigen sich jetzt einige von dem aufgelösten Saamenkörper herrührende grüne Körnchen. Die Wichtigkeit dieser ungemein interessanten Beobachtungen PRINGSHEIM's leuchtet von selbst ein. — [17] Vergl. PRINGSHEIM am zuerst genannten Orte. — [18] PREVOST und DUMAS, *Annal. des scienc. nat*. 1824. Tome II. pag. 104. — [19] BISCHOFF, *Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoen dabei spielen*. MUELLER's *Arch*. 1847, pag. 422. — [20] FUNKE, *Forts. von* GUENTHER's *Physiologie*, Bd. II. pag. 1154. — [21] POUCHET, *théorie posit. de l'ovulat. etc*., pag. 74 u. 297. — [22] BISCHOFF, *Beweis der von der Begattung unabhängigen period. Reifung u. Lösung der Eier etc*. Giessen 1844. — [23] Vergl. HIRSCH, *einige prakt. Bedenken gegen die jetzt herrschende Zeugungstheorie*, HENLE u. PFEUFER's *Ztschr*. N. F. Bd. II. pag. 127.

FUENFTES KAPITEL.

PHYSIOLOGIE DER EIENTWICKLUNG.

ALLGEMEINES.

§. 300.

Das Endziel aller bisher erörterten Zeugungsvorgänge ist die **Umwandlung des Eies zum neuen Individuum**, der **Aufbau des Embryos aus dem Bildungsmaterial der Eizelle**, sei es, dass dieses Material lediglich aus dem ursprünglichen in der weiblichen Keimdrüse abgesonderten Dotter, oder aus dem vereinigten weiblichen und männlichen Geschlechtsstoff besteht. Es ist hier nicht unsere Aufgabe, eine vollständige specielle Entwicklungsgeschichte des Embryos mit allen seinen Organen und Geweben zu schreiben, eine Aufgabe, welche mit Recht der Anatomie zugewiesen worden ist; wir beschränken uns darauf, die **Grundzüge des Eilebens während der Embryonalentwicklung** und die **hierzu in Beziehung stehenden Zeugungsthätigkeiten des mütterlichen Organismus** zu erörtern. Wir werden daher, was den ersten Theil der Aufgabe anlangt, zunächst die vorbereitenden Veränderungen des rohen Materials, welches die formlose Dottermasse darstellt, seine Zerklüftung in einen Haufen von Bausteinen, die zu allen möglichen Umgestaltungen fähig sind, vorführen, sodann die erste Vertheilung und Anordnung dieser Bausteine nach gewissen Zwecken, welche der specielle Bauplan dieser oder jener Thierform erheischt, endlich diesen Bauplan selbst für die höchsten Thierformen, und

in allgemeinen Umrissen die Art und Weise seiner Durchführung auseinandersetzen. Den zweiten Theil der Aufgabe können wir specieller als die Physiologie der Schwangerschaft bezeichnen, da wir ausschliesslich die bei Mensch und Säugethieren durch die innere Entwicklung nothwendig gemachten Ernährungsanstalten und Thätigkeiten des mütterlichen Organismus in Betracht zu ziehen gedenken.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Entwicklungsveränderungen des Eies bei verschiedenen Thieren ausserordentlich verschieden sind; so viel Thierformen, so viele besondere Baupläne, oder wenigstens so viele Modificationen in der Ausführung gewisser überall wiederkehrender allgemeiner Bauregeln muss es geben. Eine einzige Veränderung ist den Eiern aller Thiere gemein, bei allen im Wesentlichen identisch; es ist dies die erste, die Zerklüftung der Dottermasse in elementare Bausteine, die Embryonalzellen. Schon der nächste Schritt in der Entwicklung, die vorläufige Anordnung, Vertheilung und Verbindung dieser Bausteine muss verschieden sein, je nachdem dieselben ohne Weiteres sämmtlich zur Anlage des Embryonalkörpers von dieser oder jener Form verwendet werden, oder ein Theil derselben zur Bildung von verschiedenen Nebenapparaten dienen muss, sei es, dass diese zur Umgebung des Embryos mit Schutzhüllen, oder zu sonst einem speciellen Zwecke bestimmt sind. Ein allgemeines Princip sehen wir bei dieser ersten Anordnung der Embryonalzellen in seinen Grundzügen überall festgehalten, d. i. die Sonderung dieser Zellen in mehrere Schichten (die sogenannten Keimblätter), deren jede in der Herstellung einer bestimmten Klasse functionell coordinirter Organe des Embryos ihre gesonderte Aufgabe findet. Dass im weiteren Verlauf der Entwicklung die Form der aus den einzelnen Zellenaggregaten zusammenzusetzenden Gebilde den Gang der Umgestaltungen des Eies dictirt, versteht sich von selbst; es werden aber im Verlauf unserer Betrachtung noch andere Momente einleuchten, welche bestimmend auf den Entwicklungsgang einwirken. So erklärt sich z. B. manche Abweichung im Bauplan des Vogeleies von dem des Säugethiereies aus dem Umstande, dass ersteres seinen ganzen Vorrath an Material von Haus aus bei sich hat, letzteres aus sich Communicationsapparate schaffen muss, durch welche es die nöthige Zufuhr von der Mutter bezieht. Wir müssen es der vergleichenden Morphologie überlassen, in vollständiger Reihe die zugehörigen Entwicklungspläne zu jeder eigenthümlichen Thierform, welche sie beschreibt, zu erörtern, während wir unsere Betrachtung, so weit als es möglich ist, und so weit es sich nicht um allen Thieren gemeinsame Vorgänge handelt, auf die Entwicklung des Menschen und der Säugethiere einengen. Freilich ist dies eben nicht durchweg möglich, und insbesondere die menschliche Entwicklungsgeschichte noch so unvollständig und lückenhaft, dass wir von vornherein davon absehen müssen, von ihrer Erörterung auszugehen. Die ersten Entwicklungsphasen sind noch nie am menschlichen Ei direct beobachtet worden, die jüngsten Eier, welche durch seltene günstige Zufälle zur Anschauung gekommen sind, zeigen sämmtlich bereits die Embryonalanlage bis zu gewissen Punkten gediehen. Was vorhergegangen

ist, können wir nur aus der Analogie erschliessen, und auf dieselbe indirecte Weise müssen wir auch bis jetzt noch manche Lücke im späteren Verlauf der Entwicklung des menschlichen Eies ergänzen; Dank vor Allem den meisterhaften Forschungen Bischoff's über die Entwicklung des Säugethiereies, dass wir dies wenigtens jetzt im Stande sind. Sonst pflegte man die Entwicklungsgeschichte des Vogeleies zu Grunde zu legen, weil es bei diesem zuerst unter allen Wirbelthiereiern gelungen war, die ganze Stufenleiter der Umgestaltungen genau zu verfolgen. Jetzt steht die Entwicklungsgeschichte des Säugethiereies in gleicher Vollendung da, wie überhaupt nur wenige Thierformen noch übrig sein dürften, deren Entstehung nicht wenigstens in ihren Grundzügen erforscht wäre. Die von vornherein wahrscheinliche und direct constatirte Congruenz des menschlichen Eies mit dem der Säugethiere rechtfertigt es ohne Weiteres, wenn wir unsere schematische Skizze an letzterem durchführen, und das menschliche Ei nur da direct einführen, wo sicher und vollständig beobachtete Stadien seiner Entwicklung vorliegen; es wird sich dabei häufig genug Gelegenheit bieten, vergleichende Blicke in andere Provinzen des Thierreiches zu werfen, und hier und da eine kurze Parallele zu ziehen. Nun ist aber ferner auch der Entwicklungsplan keineswegs bei allen Säugethieren identisch, und zwar beschränken sich die Abweichungen nicht auf solche Differenzen von untergeordneter Bedeutung, welche lediglich durch die verschiedene Form des zu bildenden Embryonalkörpers und seiner einzelnen Organe bedingt sind, sondern wir stossen auf Grundverschiedenheiten selbst in solchen Entwicklungsvorgängen, welche zu wesentlich denselben Resultaten bei verschiedenen Thiergattungen führen, ohne dass wir im Stande sind, Ursache und Zweck der Differenzen anzugeben. Das auffallendste Beispiel hierfür liefert die Entwicklungsgeschichte des Meerschweincheneies, bei welchem uns Bischoff eine vollständige Umkehrung in gewissen allen übrigen Säugethiereiern gemeinsamen Grundverhältnissen, eine vollständig umgekehrte Anordnung der Schichten des Baumaterials, trotz gleicher Verwendung derselben, wie bei anderen Säugethieren kennen gelehrt hat. Wir können hier, ohne vorzugreifen, das hohe Interesse nicht näher erklären, welches gerade eine solche Ausnahme erwecken muss. Unten, wo wir die primären Verschiedenheiten in der ersten Gestaltung des Meerschweincheneies bei der Entwicklung aufsuchen, und beweisen werden, dass alle im weiteren Verlauf eintretenden Abweichungen als secundäre Folgen der ersten nothwendig gemacht waren, damit dieselben Zwecke erreicht werden konnten, welchen der Bauplan der übrigen Säugethiere adaptirt ist, wird dieses Interesse von selbst einleuchten. Das Vorhandensein solcher Modificationen des Entwicklungsplanes nöthigt uns natürlich, in unserem Schema zu specialisiren, die einzelnen Acte der Bildung an concreten Beispielen zu erläutern, wobei wir uns an diejenigen Säugethiere zu halten haben, bei denen erstens der betreffende Process am vollständigsten beobachtet ist, zweitens aber auch am genauesten mit dem gleichen Vorgang im menschlichen Ei übereinzustimmen scheint. Dass die Auswahl unter den Beispielen noch nicht allzugross ist, liegt

einfach daran, dass erstens nur bei wenigen Säugethieren die Verhältnisse eine absichtliche experimentelle Verfolgung der Entwicklung durch alle ihre Stadien gestatten, zweitens nur wenige Forscher eine solche Ausdauer und so glänzende Beobachtungsgaben dieser schwierigen mühsamen Untersuchung haben widmen können, wie v. Baer und Bischoff.[1]

[1] Als Grundwerke über die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere führen wir hier blos die Arbeiten von v. Baer und Bischoff auf; die ältere Literatur und Specialarbeiten werden bei den einzelnen Abschnitten zur Sprache kommen. Vergl. v. Baer, *Entwicklungsgesch. d. Thiere*, Bd. I. Königsberg 1828, Bd. II. 1837; Bischoff, *Entwicklungsgesch. der Säugethiere und des Menschen*, Leipzig 1842; *Entwicklungsgesch. des Kanincheneies*, Braunschweig 1842; *Entwicklungsgesch. des Hundeeies*, Braunschweig 1845; *Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens*, Giessen 1852; *Entwicklungsgesch. des Rehes*, Giessen 1854.

VORBEREITENDE VERÄENDERUNGEN DES EIES.

§. 301.

Der Furchungsprocess.[1] Die zur Embryonalbildung bestimmte ursprüngliche Dottermasse ist eine Flüssigkeit und als solche begreiflicherweise nicht unmittelbar zur Herstellung der gröberen und elementaren Formbestandtheile des Embryos verwendbar; es kam daher zunächst darauf an, dieses rohe flüssige Material bildsam zu machen. Dies wird erreicht durch die sogenannte Furchung, deren Resultat die Zerklüftung des Dotters in eine hinreichende Anzahl selbstständiger, nach aussen durch Umhüllungsmembranen nachträglich sich consolidirender Parthien, in Gestalt elementarer Zellen, ist; die so geschaffenen Furchungszellen sind die Bausteine, welche ebensowohl in jeder möglichen Ordnung zu Gebilden von jeder möglichen Form aggregirt werden, als sich selbst durch Wachsthum und weitere Differenzirung zu jedem überhaupt aus Zellen hervorgehenden thierischen Gewebselement umgestalten können. Seinem Wesen nach ist der Furchungsprocess ein fortgesetzter Zellentheilungsprocess, indem zunächst die ursprüngliche Gesammtdottermasse sich als einfache Zelle um einen in ihr entstandenen Kern constituirt, diese primäre Zelle durch Theilung in zwei secundäre, von diesen wieder jede in zwei tertiäre Zellen zerfällt u. s. f., bis durch die mit dem Exponent 2 fortschreitende Theilung eine solche Anzahl von Elementen geschaffen ist, welche zur Herstellung der ersten je nach dem Bildungsplan verschiedenen Uranlagen genügt. Der Furchungsprocess ist, wie schon die Allgemeinheit seiner Bedingungen und seines Zweckes errathen lässt, Gemeingut aller thierischen Eier; überall wird durch ihn aus der ursprünglich einfachen homogenen Bildungssubstanz durch Zerklüftung ein Haufen von Zellen geschaffen; allein nicht überall verläuft er nach dem eben angedeuteten Schema. Neuere Untersuchungen, insbesondere von Leuckart,[2] haben herausgestellt, dass wir die Eier der Thiere nach der Beschaffenheit des der Furchung unterliegenden Sub-

strates in zwei wesentlich verschiedene Klassen theilen müssen, wenn auch die eine derselben bis jetzt nur durch sehr wenige Eier der niedersten Thierformen repräsentirt wird. Während nämlich bei der ungleich grössten Mehrzahl der Thiere, ausnahmslos bei allen Wirbelthieren, der ursprüngliche Eizelleninhalt, den wir als Dotteremulsion kennen gelernt haben, ohne Betheiligung des Keimbläschens in der skizzirten Weise sich furcht, ist es bei einigen niederen Thieren, so z. B. bei den Cestoden, der ursprüngliche Eizellenkern, das Keimbläschen, welches durch fortgesetzte Theilung aus sich allein, ohne jede Betheiligung des darum gelagerten Dotters, die Embryonalzellen schafft. Das ist ein wesentlicher Unterschied, wenn auch der Process selbst und sein Resultat in beiden Fällen das nämliche ist; wir haben schon pag. 1212 darauf aufmerksam gemacht, welche Schwierigkeiten diese Differenzen bei der Aufstellung einer allgemein gültigen Eidefinition machen. Nennen wir Ei diejenige Masse, aus welcher der Embryo entsteht, so müssen wir bei der ersten Klasse von Thieren den Dotter, bei der zweiten das Keimbläschen Ei nennen, und doch ist der Dotter des Cestodeneies unzweifelhaft mit dem Dotter des Säugethiereies, das Keimbläschen des einen mit dem des andern morphologisch identisch, letzteres in beiden Fällen der Kern der aus Keimbläschen, Dotter und Dottermembran bestehenden ursprünglichen Keimzelle, wenn es sich auch im zweiten Falle durch die Furchung unzweifelhaft selbst als eine Zelle ausweist, die Keimzelle demnach als eine Zelle um eine Zelle zu betrachten ist. Meines Erachtens ist es richtiger, trotz dieser Grundverschiedenheit in den Schicksalen des Dotters und Keimbläschens, doch in beiden Fällen das ganze aus Keimbläschen, Dotter und Dottermembran zusammengesetzte Gebilde Ei zu nennen, und die genannte Differenz nur als eine Abweichung des Entwicklungsganges aufzufassen. In beiden Fällen entstehen aus einem im Innern der ursprünglichen Keimzelle befindlichen Material durch Furchung die ersten Bausteine, nur dass bei der Mehrzahl der Thiere der Dotter dieses Material bildet, bei einigen wenigen dagegen nur der Inhalt des Bläschens, welches bei der Bildung der Keimzelle als Kern fungirt hat, dazu dient; die Dottersubstanz erst später zur Ernährung des aus den Bausteinen angelegten Embryos verwendet wird. In letzterem Falle theilt der Dotter die Bestimmung des bei den Vögeln ausserhalb des Eies gelagerten morphologisch gänzlich verschiedenen Nahrungsdotters. Bei den folgenden Betrachtungen beschäftigt uns ausschliesslich die erste Art der Furchung, die Zerklüftung der Dottersubstanz selbst; Verlauf und Erscheinungen derselben sind folgende.

Die erste einleitende Veränderung des Eies besteht in dem Schwinden des Keimbläschens, des ursprünglichen Eizellenkernes. Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, zieht sich das Anfangs excentrisch gelagerte Keimbläschen in die Mitte der dichter und undurchsichtiger gewordenen Dottermasse zurück, und löst sich auf. Der Process der Auflösung und die etwaigen weiteren Schicksale der Auflösungsproducte sind noch von keinem Beobachter direct verfolgt worden; dass es wirklich geschwunden und nicht blos in Folge seines Zurückweichens

in's Innere unsichtbar geworden ist, schliesst man aus dem Umstande, dass es weder durch Compression des Eies sichtbar zu machen ist, noch beim Zersprengen der äusseren Eihaut in dem allmälig ausfliessenden Dotter zum Vorschein kommt. Wäre auch bei den Säugethiereiern ein Uebersehen des Keimbläschens in der dichten Dottermasse denkbar, so ist dies doch nicht wahrscheinlich bei den Eiern zahlreicher wirbelloser Thiere, bei welchen die dünnere Dotterschicht vollkommen klar und durchsichtig bleibt, wie dies von Koelliker besonders bei den Eiern von *Ascaris dentata* hervorgehoben wird. Es würden wohl auch schwerlich Zweifel gegen das factische Schwinden des Keimbläschens erhoben worden sein, wenn nicht das angebliche Fehlen des Keimbläschens nur auf einen sehr kurzen Zeitraum, welcher zwischen der Vollendung der Reife und dem Beginn der Furchung liegt, beschränkt wäre, indem sehr bald an der Stelle des geschwundenen Keimbläschens im Inneren der Dottermasse ein neues Bläschen von im Wesentlichen gleicher Beschaffenheit erscheint, welches möglicherweise das wiederauftauchende Keimbläschen selbst sein könnte. Indessen lässt sich aus diesem Umstande kein entscheidender Beweis gegen das wirkliche Schwinden des Keimbläschens führen, im Gegentheil das Auftreten eines neuen Kernes an der Stelle des untergegangenen alten ohne Zwang erklären und durch eine gewichtige Analogie stützen. Das Keimbläschen, dessen Function, wie die jedes anderen Zellenkernes, nur darin besteht, als Attractionscentrum für die Eizellensubstanz zu dienen, die Eizelle um sich zu bilden, hat mit der vollendeten Reife des Eies seine Rolle ausgespielt, geht daher zu Grunde, wie andere Zellenkerne nach vollendeter Entwicklung der betreffenden Zellen, z. B. der Blutzellen oder Bindegewebskörperchen u. s. w. Sobald aber die Furchung beginnen soll, ist als erste Bedingung ein neuer Kern unentbehrlich, welcher, wie wir gleich sehen werden, den Dotter allein als Zelle um sich attrahirt, ohne Theilnahme der zu der ursprünglichen Zelle und dem ursprünglichen Zellenkern gehörigen Dottermembran mit ihren secundären Belegmassen. Ganz ähnlich verhält es sich auch bei den Pflanzen, wo das Auftreten neuer Zellenkerne in der Eizelle ganz evident ist. Wir haben schon oben angedeutet, dass der Embryosack das vollständige Analogon der thierischen Eizelle ist, sein wandständiger Kern mithin dem thierischen Keimbläschen entspricht; dieser Kern hat ebenfalls nach Vollendung des Embryosackes alle Bedeutung verloren; das sogenannte „Keimbläschen", welches dem zur ersten Furchungszelle umgewandelten Dotter entspricht, entsteht auch hier aus einem Theile des ursprünglichen Eizelleninhaltes um einen neuen Kern. Es hat mithin das Schwinden des thierischen Keimbläschens und das Auftreten eines neuen Kernes an seiner Stelle nichts Räthselhaftes, was einen Zweifel rechtfertigen könnte. Viele Beobachter wollen sogar den Auflösungsprocess selbst beobachtet haben, oder vermuthen nur in später erscheinenden Gebilden die Ueberreste des Keimbläschens; indessen hat sich keine dieser Angaben und Vermuthungen bestätigt. Es ist weder für die später neben den Furchungskugeln, zwischen ihnen und der Zona häufig erscheinenden hyalinen Kügelchen, Tröpfchen oder

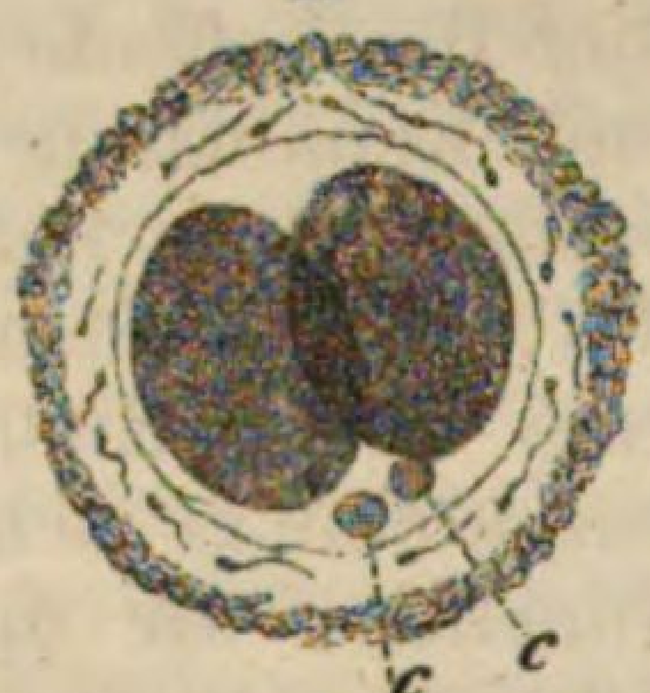
Bläschen, noch viel weniger aber für die Kerne der Furchungskugeln selbst der Ursprung aus dem Keimbläschen erwiesen.[4]

Wir wenden uns zum Furchungsprocess selbst. BISCHOFF hat denselben zuerst durch alle seine Stadien am Säugethierei verfolgt, wir wählen das Hundeei als Beispiel zur Erläuterung seiner Erscheinungen unter Beifügung der BISCHOFF'schen trefflichen Abbildungen. Nachdem das Keimbläschen geschwunden ist, beginnt der Dotter, welcher bis dahin die ganze Zonahöhle in der früher beschriebenen Weise gleichmässig ausfüllte, sich von den Wänden der Zona etwas zurück- und zu einer Kugel von kleinerem Durchmesser zusammen zu ziehen, so dass zwischen ihm und der inneren Contour der Zona ein freier Raum entsteht, während im Innern der Dotterkugel ein helles sphärisches Körperchen unmittelbar sichtbar wird, oder bei Anwendung von Compression zum Vorschein kommt (*Fig.* I). Wasserzusatz expandirt den verdichteten Dotter so, dass er wieder die ganze Zonahöhle ausfüllt. Die auf diese Weise um das centrale Körperchen concentrirte Dotterkugel stellt die erste Furchungskugel oder Furchungszelle, jenes centrale Körperchen den ersten Furchungskern dar. Kurze Zeit darauf findet man diese Dotterkugel durch eine Furche in zwei vollständig von einander getrennte, aber aneinander liegende Kugeln getheilt, von denen wiederum jede im Innern ein eben solches helles Körperchen zeigt. Die erste Furchungszelle hat sich in zwei Furchungszellen von gleicher Beschaffenheit, wie die Mutterkugel, zerklüftet, *Fig.* II. Im folgenden Stadium hat sich jede dieser zwei Furchungskugeln abermals in je zweie gesondert, so dass viere, entweder nebeneinander gelagert (*Fig.* III), oder eine über den drei anderen, in der Mitte der Zonahöhle sich vorfinden. Durch weitere Theilung mit dem Exponent 2 entstehen zunächst 8, dann 16, dann 32, dann 64 Furchungskugeln, welche zu einem himbeerförmigen Körper aggregirt sind (*Fig.* IV). Zuweilen findet man Eier mit ungeraden Zahlen von Furchungskugeln; das sind solche, an welchen entweder ein Furchungsact noch nicht vollständig beendigt ist, oder ein neuer eben begonnen hat, so dass entweder einzelne Furchungskugeln noch die Theilung zu erleiden haben, welche die übrigen schon durchgemacht haben; oder, nachdem alle auf gleichen Stadien angelangt sind, einzelne bereits die folgende

I



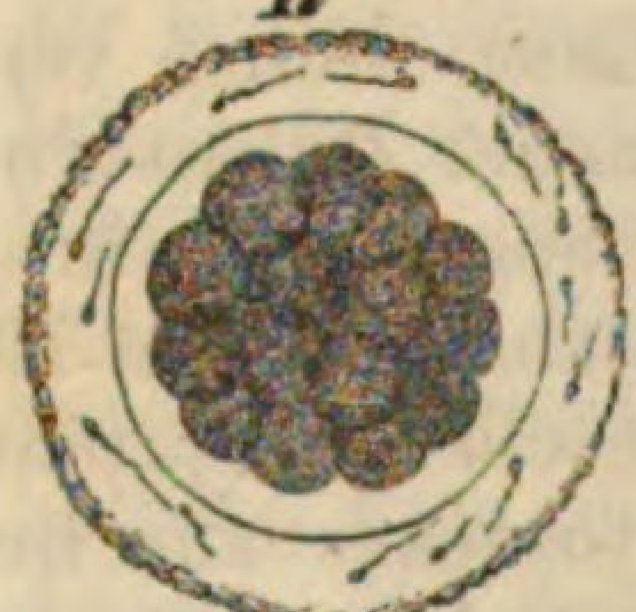
II



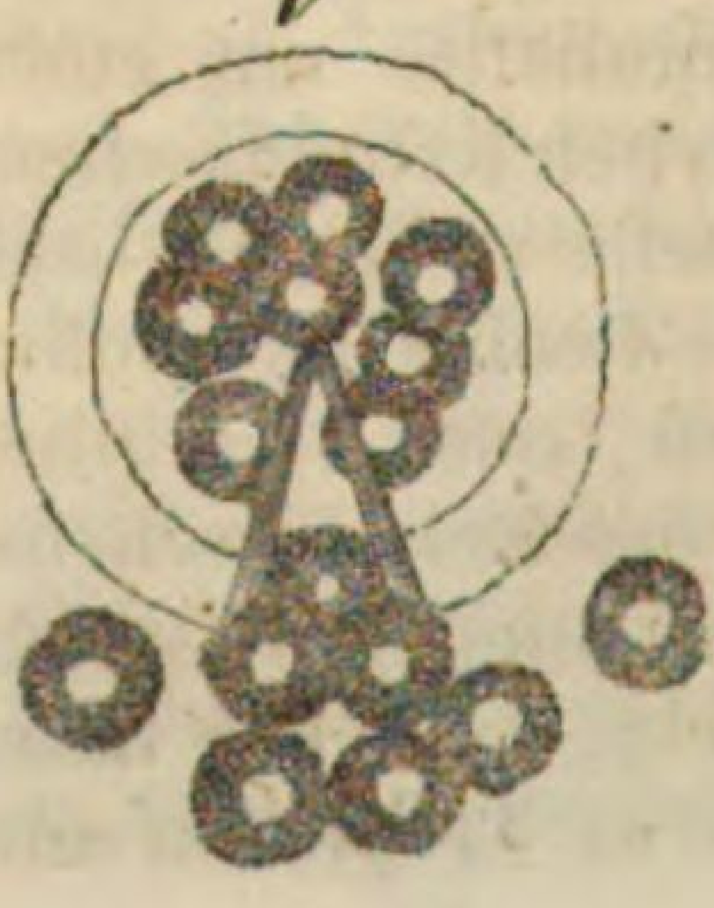
III



IV



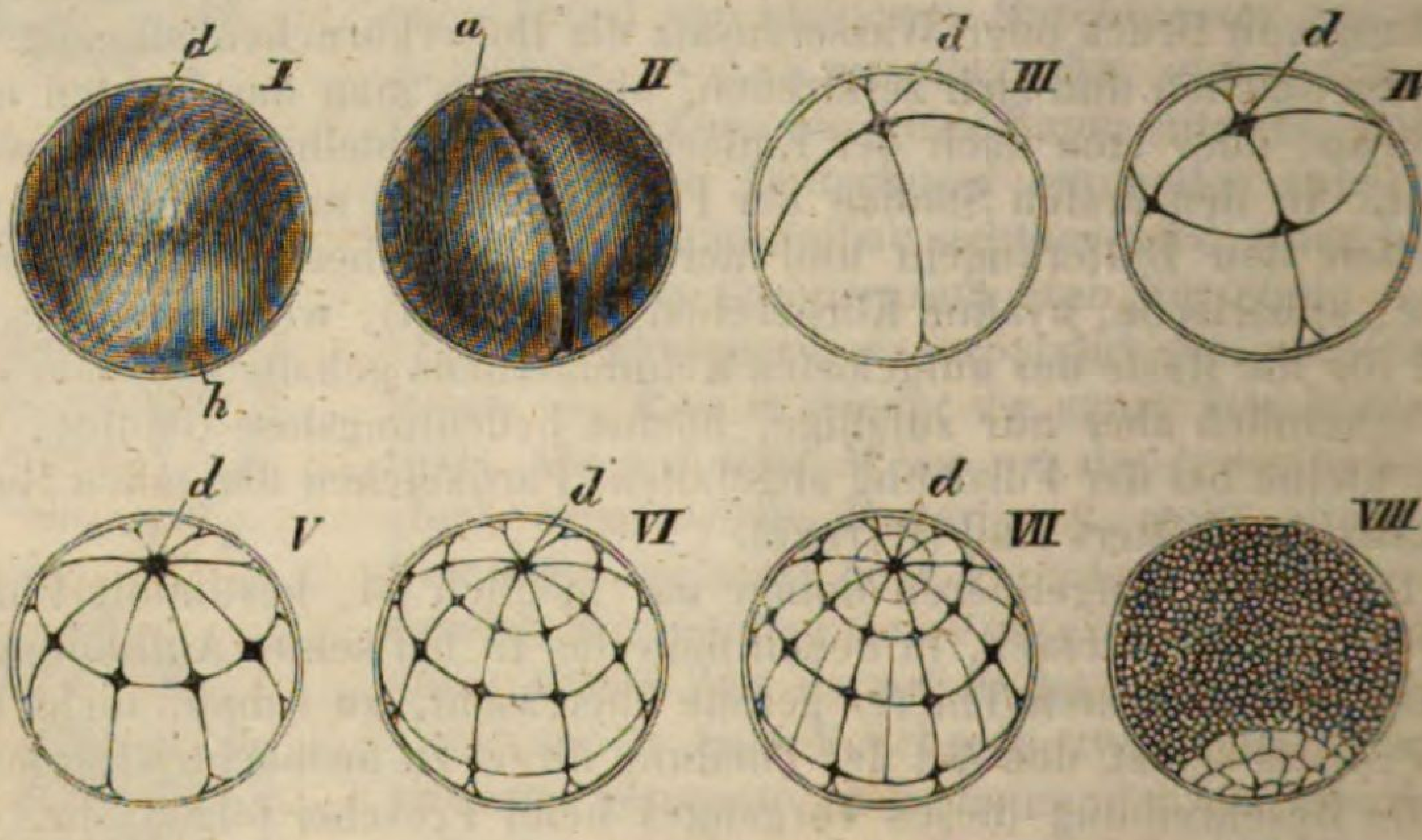
V



Zweitheilung erlitten haben. Dass dem so ist, lehrt die relative Grösse oder Kleinheit der in der Theilung zurückgebliebenen oder vorausgeeilten Kugeln. Nie theilt sich eine Kugel in drei neue. Die kleinsten Furchungskugeln zeigen noch immer dieselbe Zusammensetzung, wie die erste, aus der ganzen Dottermasse zusammengesetzte; jede besteht aus einem sphärischen Ballen der körnigen Dotteremulsion, und einem lichten sphärischen Körperchen im Centrum; die Körnchen ragen am Rande über die Contour der Kugeln hervor, wie *Fig.* V lehrt, in welcher die aus der gesprengten Zona austretenden Furchungskugeln isolirt zu sehen sind. Eine membranöse äussere Hülle um dieselben ist weder direct zu sehen, noch nachzuweisen; ihre Nichtexistenz geht daraus hervor, dass bei Anwendung von Druck oder Wasserzusatz die Dotterkörnchen allmälig auseinanderweichen und sich zerstreuen, ohne dass man das Bersten einer Membran, oder eine nach der Entleerung zurückbleibende Hülle wahrnimmt. In den ersten Stadien der Furchung sieht man häufig in dem zwischen den Dotterkugeln und der Zona gebliebenen freien Raume kleine, sphärische, hyaline Körperchen (*c, Fig.* II), welche früher zum Theil für die Reste des aufgelösten Keimbläschens gehalten worden sind, wahrscheinlich aber nur zufällige, höchst bedeutungslose Gebilde, vielleicht kleine bei der Furchung abgefallene Partikelchen der zähen Bindesubstanz des Dotters sind (Rathke).

Da es bei Säugethieren immer nur möglich ist, bestimmte Phasen des Furchungsprocesses, in denen man das Ei bei seiner Auffindung im Eileiter des getödteten Thieres gerade überrascht, zu sehen, nicht aber den Process selbst, den Act der Theilung direct zu beobachten, so lassen wir die Beschreibung dieses Vorganges beim Froschei folgen, bei welchem er mit Bequemlichkeit Schritt für Schritt von Anfang bis zu Ende verfolgt werden kann.[5] (Vergl. Ecker, *Ic. Taf.* XXIII, *Fig.* 1—15.) Das reife Froschei (I) bildet eine vollkommene Kugel, an welcher man mit blossem Auge eine grössere dunkel gefärbte (*d*) und eine kleinere heller gefärbte (*h*) Hälfte unterscheidet; Anfangs füllt auch hier der Dotter die Dottermembran vollständig aus. Die Furchung beginnt, indem sich der Dotter am Pol der dunklen Hälfte etwas von der Membran zurückzieht, und daselbst eine Furche erhält, welche, nach zwei entgegengesetzten Seiten fortschreitend, endlich am hellen Pol ihre beiden Arme vereinigt und so den Dotter in zwei symmetrische Hälften scheidet, indem sie selbst immer tiefer wird und endlich durchschneidet (II). Diese erste Furche führt den Namen der ersten Meridianfurche. Die Dotterhaut nimmt keinen Antheil an dieser Einschnürung, geht glatt gespannt über die Furche weg, wie bei *a Fig.* II im Profil zu sehen ist; der daselbst gebildete leere Raum ist es, in welchem nach Newport und Bischoff die eingedrungenen Spermatozoiden unter günstigen Umständen wahrzunehmen sind. Etwa eine Stunde später ist der zweite Act vollendet, es hat sich ebenfalls vom dunklen Pol *d Fig.* III aus nach beiden Seiten unter rechtem Winkel mit der ersten fortschreitend eine zweite Meridianfurche gebildet, so dass nun der Dotter in vier gleiche Kugelsegmente getheilt ist. Hierauf entsteht (*Fig.* IV) eine Aequatorialfurche,

welche jedoch dem dunklen Pol *d* weit näher als dem hellen liegt; dieselbe entsteht nicht von einer einzigen Stelle aus, sondern gleichzeitig an allen vier Kreuzungsstellen mit den Meridianen, von deren jeder sie nach beiden Seiten hin fortschreitet, bis sich die einzelnen Arme auf halbem Wege zwischen je zwei Meridianen begegnen. So wird der Dotter in 8, untereinander aber nicht völlig gleiche Segmente zerklüftet. Im folgenden Stadium, *Fig.* V, haben sich zwei neue Meridianfurchen, beide vom dunklen Pol aus wie die früheren fortschreitend, gebildet, und den Dotter in 16 Segmente getheilt; im folgenden Stadium, *Fig.* VI, sind zwei Parallelkreise, einer oberhalb, einer unterhalb des



Aequators, ersterer etwas früher als letzterer, entstanden, so dass nun 32 Abschnitte vorhanden sind. Die folgende Theilung, welche den Dotter in 64 Segmente theilt, geht so vor sich, dass die den Polen zunächst liegenden Felder durch Parallelkreise, die dem Aequator zunächst liegenden in der Richtung der Meridiane halbirt werden, wie die feineren Linien in *Fig.* VII andeuten. Von hier an sind die einzelnen Acte der Zerklüftung nicht mehr so speciell zu verfolgen; die dunkle Hälfte eilt der hellen immer etwas voraus, und da der Aequator dem dunklen Pol näher liegt, findet man auf der hellen Hälfte die Furchungskugeln etwas grösser, als gleichzeitig an der dunklen Hälfte, wie *Fig.* VIII zeigt.[6]

Untersucht man die Furchungskugeln aus späteren Stadien bei stärkeren Vergrösserungen, *Fig.* I, so überzeugt man sich, dass jede aus einem Häufchen derselben Emulsion, wie der ursprüngliche Dotter, und einem centralen lichten, undeutlich durchschimmernden sphärischen Körperchen *a* besteht. Auch hier ist keine äussere Zellmembran wahrzunehmen, die Contour wird von den unregelmässig vorspringenden Dotterplättchen und ihrer zähen hyalinen Zwischensubstanz gebildet; letztere



ragt nicht selten, besonders nach Wasserzusatz, in Form halbkugliger hyaliner Vorsprünge oder ausgebreiteter Säume vor *b*. *Fig.* II stellt eine längliche, in der Weitertheilung begriffene Furchungskugel dar, in welcher bereits die zwei neuen Kerne ihrer Tochterkugeln zu sehen sind.

Diese zwei Beispiele mögen als Unterlage für die nähere Interpretation des Furchungsprocesses genügen; im Wesentlichen sind die Erscheinungen überall dieselben. Man unterscheidet als zwei Arten der Furchung: die totale, bei welcher, wie in den erörterten Beispielen, die ganze Dottermasse sich zerklüftet, und die partielle, bei welcher nur ein Theil des Eizelleninhaltes sich daran betheiligt. Letztere schrieb man bisher allgemein unter den Wirbelthiereiern denen der Vögel, beschuppten Amphibien und Knochenfische zu, und trennte dem entsprechend den sich furchenden Theil des Dotters als Bildungsdotter von dem übrigen, später mittelbar zur Ernährung des Embryo dienenden Theil, dem Nahrungsdotter. Die Annahme einer partiellen Furchung ist nur bei wenigen Eiern wirklich begründet, entschieden falsch bei denen der Vögel und beschuppten Amphibien. Der Irrthum ruht darin, dass man den ganzen gelben Vogeldotter als Ei betrachtete, während wir nachgewiesen haben, dass nur der als Keimscheibe bezeichnete körnige Dotterhaufen mit dem Keimbläschen Ei, der sogenannte Nahrungsdotter aber gar nicht Dotter, d. h. nicht Eizelleninhalt, sondern Epithel des Graaf'schen Follikels, Analogon des *corpus luteum* ist. Nur jener körnige Dotter furcht sich, zerklüftet sich aber vollständig; da nun in ihm die ganze Eizellensubstanz besteht, so haben wir auch hier unzweifelhaft totale Furchung.[7] Dagegen glauben wir, dass den Fischeiern mit Recht partielle Furchung zugeschrieben wird, da, wie schon pag. 1221 erwähnt, bei ihnen der nicht an der Furchung Theil nehmende, durch seine eigenthümliche Structur (Reichert) ausgezeichnete Theil des Dotters aller Wahrscheinlichkeit nach wirklicher Eizelleninhalt ist. Ebenso finden sich unter den wirbellosen Thieren notorische Beispiele partieller Furchung. Gewissermaassen entspricht dieselbe dem regelmässigen Verhalten der Eier der phanerogamen Pflanzen, bei welchen ja auch nur ein kleiner Theil des Embryosackinhaltes sich zu dem Keimbläschen, welches später durch Furchung die Embryonalbildung einleitet, constituirt. Teleologisch ist es nicht schwer, die partielle Furchung plausibel zu erklären. So muss dem in der Aussenwelt sich entwickelnden Fischei alles Material mitgegeben werden, welches der Embryo bis zur Erreichung eines bestimmten Ausbildungsgrades bedarf; dieses ganze Material ist in die schützende Dotterhaut eingebettet. Zur ersten rudimentären Anlage des Embryo bedarf es aber nur eines Theiles dieses Materials, welcher sich daher in die Bausteine zerklüftet, der übrige wird erst später zur weiteren Ausbildung dieser Anlage erfordert. Dieses Raisonnement passt zwar z. B. auch auf die Vögel; allein hier ist die absolute Menge des ganzen Materials zu beträchtlich, um in eine Zelle eingeschlossen zu werden, da die Kräfte, welche ein Plasma um ein Centrum als Zelle attrahiren, immer nur auf kleine Distanzen wirken können.

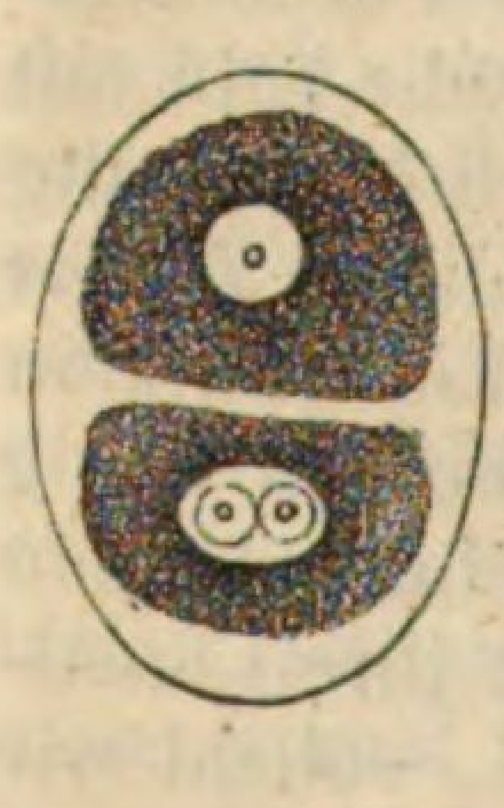
Ueber die histiologische Bedeutung des Furchungsprocesses, so wie

über gewisse seinen Hergang und die Beschaffenheit seiner Producte, der Furchungskugeln, betreffende Einzelheiten ist seit seiner Entdeckung ein heutzutage noch nicht vollkommen geschlichteter Streit geführt worden. Ohne uns ausführlich auf die Geschichte und Literatur dieses Streites einzulassen, beschränken wir uns auf eine beiläufige Erörterung der wesentlichsten Differenzpunkte, während wir die betreffenden Fragen in dem Sinne beantworten, wie es uns nach eigenen Beobachtungen und möglichst unbefangener Kritik fremder am richtigsten dünkt. Der Furchungsprocess ist seinem Wesen nach ein fortgesetzter Zellentheilungsprocess, die Furchungskugeln, von der ersten aus dem ganzen Dotter gebildeten an bis zu den letzten kleinsten sind Zellen, bestehend aus einer von Dottermasse gebildeten Zellensubstanz und einem in ihrem Centrum befindlichen Kern, jenem mehrfach erwähnten centralen lichten Körperchen. Die Furchungskugeln sind als Zellen zu deuten, trotzdem, dass sie durch keine Zellmembran nach aussen abgegränzt sind. Das ist der erste Differenzpunkt. Reichert [8] nimmt eine solche Zellmembran um jede Furchungskugel an. Früher behauptete er, dass schon vor der Furchung die Membranen sämmtlicher Furchungskugelgenerationen präformirt in die selbst von einer besonderen Membran umgebene Dotterkugel nach beifolgendem Schema eingeschachtelt wären, so dass die Furchung selbst nur ein allmälig fortschreitender Geburtsact vielfach eingeschachtelter Mutterzellen wäre. Später hat er diese Hypothese zurückgenommen, und lässt jetzt in jeder Furchungskugel immer nur die nächste Generation durch Umbildung von Membranen und Inhaltsportionen entstehen. Die entgegenstehende Ansicht, dass die Furchungskugeln überhaupt keine Membranen haben, ist zuerst von Bischoff aufgestellt und hauptsächlich vertreten worden. Es existirt kein haltbarer Beweis für die Existenz einer solchen Membran, wohl aber die gewichtigsten Gegenbeweise.[9] Eine Kugel, deren Contouren von den vorspringenden Dotterelementen selbst gebildet werden (s. die Figur pag. 1364), welche durch Druck allmälig auseinanderfliesst, ohne dass ein Bersten oder eine leer zurückbleibende Membran zu erkennen wäre, die bei Zusatz von Wasser ihre aufquellende Grundsubstanz ohne Weiteres in Tropfen abgiebt, hat keine Zellmembran. Die Bedeutung der centralen lichten Körperchen als Kerne kann nicht zweifelhaft sein, wenn man einmal die Furchungskugeln als Zellen betrachtet; ihr Verhalten beim Furchungsvorgang beweist es zur Evidenz. Darüber streitet man aber auch hier, ob diese Kerne solide Kugeln, oder mit Flüssigkeit erfüllte Bläschen sind, ohne dass die eine oder die andere Partei sichere objective Beweise für ihre Ansicht beibringen könnte. Es ist eine äussere Membran an den Kernen weder isolirt, noch an Faltenbildungen oder endosmotischen Eigenschaften erkannt worden. Koelliker und Reichert haben sich für die Bläschennatur ausgesprochen, Ersterer, weil er überhaupt alle Zellenkerne und selbst alle Kernkörperchen für Bläschen hält;



Letzterer, weil er sich die Heranbildung der zähflüssigen Masse, welche sie constituirt, zur Kugel nicht anders denken kann; v. BAER, RATHKE, BISCHOFF, WITTICH und LEUCKART dagegen halten die Kerne für solide Kugeln, Letzterer unter dem Vorbehalt, dass vielleicht nachträglich die äussere Schicht sich zu einer Membran consolidire.[10] Ferner ist man nicht einig über die Gegenwart und das Verhalten der Kernkörperchen in diesen Kernen; Diejenigen, welche den Kernkörperchen eine wichtige Rolle bei jeder Zellenbildung zuschreiben, vindiciren auch den Furchungskugelkernen ein Kernkörperchen als wesentliches constantes Attribut. Indessen, abgesehen von der schon öfters berührten hohen Wahrscheinlichkeit, dass das Kernkörperchen, wo es vorkommt, ein zufälliges bedeutungsloses Element des Kernes ist, lassen sich Kernkörperchen durchaus nicht immer in den Furchungskernen nachweisen; sie fehlen oft gänzlich (so bei *Strongylus* nach REICHERT), in anderen Fällen scheinen sie sich nachträglich in den Kernen auszuscheiden, zuweilen finden sich mehrere dunkle Körnchen in einem Kern. Sind nun die so beschaffenen Furchungskugeln Zellen oder nicht? Die Antwort hängt natürlich von dem Begriff der Zelle ab. Wer die Zelle als ein Gebilde aus Membran, Inhalt, Kern und Kernkörperchen definirt, und jedes dieser Merkmale für gleich wesentlich und unveräusserlich hält, der muss die Zellennatur der Furchungskugeln, wenn er ihre Membranlosigkeit zugiebt, läugnen. So BISCHOFF, welcher ausdrücklich diesen einzigen Beweis gegen die Zellennatur anführt. Wer dagegen unter einer Zelle jede von einem Kern um sich attrahirte, in bestimmter Form abgegränzte Substanz, welche sich durch irgend eine Lebenserscheinung als selbstständiger Elementarorganismus ausweist, versteht, der wird sicher auch die Furchungskugeln Zellen nennen müssen, wie alle sogenannten Umhüllungskugeln, wie das ursprüngliche Ei selbst. Ob ihre peripherische Schicht sich zu einer Membran verdichtet oder nicht, ist ebenso gleichgültig für den Begriff, als ob in einer Zelle der Kern bleibt, oder zu Grunde geht. Wir werden alsbald sehen, dass auch die Furchungskugeln, und zwar die letzten sich nicht weiter theilenden, sehr bald mit wirklichen Membranen sich umgeben, und von da an natürlich einhellig von allen Autoren Zellen genannt werden, als ob sie mit dieser Zuthat ganz andere Dinge geworden wären, als ob ein Buch ohne Einband kein Buch wäre. Im Grunde kommt auf diesen Streit ausserordentlich wenig an, für die Physiologie ist es ganz gleichgültig, ob die Furchungskugeln den Titel Zellen führen dürfen, oder nicht, sobald nur die ihre Constitution und Entstehung betreffenden Thatsachen eruirt sind, sobald wir wissen, dass jede aus einer um einen Kern concentrirten Parthie von Dottersubstanz besteht, und die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren, besitzt. Gerade diese Theilung, welche secundär durch eine primäre Theilung des Kernes veranlasst wird, ist eine Lebenserscheinung der Furchungskugeln, die sie meines Erachtens zur Evidenz als Zellen charakterisirt, besser und entscheidender, als wenn sie von Anfang an Membranen hätten. Ueber den speciellen Hergang dieser Theilung, also des Furchungsprocesses selbst, herrscht ebenfalls noch keine Einig-

keit, jede der eben genannten Anschauungen über die Constitution der Furchungskugeln zieht beinahe nothwendig eine besondere Theorie ihrer Entstehung nach sich. Nach Reichert, welcher die membranöse Begränzung annimmt, ist das Schema der Furchung folgendes. Nachdem das Keimbläschen sich aufgelöst hat, erhält der Dotter ringsherum eine hyaline Gränzschicht, indem die Formelemente allseitig näher aneinander rücken, ohne besonderes Anziehungscentrum. Hierauf weicht der Dotter (bei länglichen Eiern zunächst an beiden Polen) von der Dotterhaut zurück, so dass ein lichter Zwischenraum entsteht, in welchem meist die Reste des aufgelösten Keimbläschens zum Vorschein kommen. Dieses Zurückweichen des Dotters ist das Signal, dass sich derselbe mit einer äusseren Membran umgeben hat, durch welche er zur ersten Furchungskugel wird; jetzt erst entsteht nachträglich im Centrum derselben der Kern, Anfangs in Form eines hellen Tropfens, welcher später wahrscheinlich zum Bläschen wird. Die Einleitung zur Theilung dieser ersten Furchungszelle ist das völlige Schwinden ihres Kernes, worauf die lichte Gränzschicht des Dotters breiter wird, und im Aequator sich in's Innere hereinerstreckt, so dass der dunkle körnige Theil unter dem Mikroskop biscuitförmig eingeschnürt erscheint. Bald darauf folgt auch die lichte Gränzschicht dieser Einschnürung, so dass die ganze Furchungskugel biscuitförmig wird, während eine dunkle Querlinie sie in zwei Hälften theilt. Die Einschnürung der lichten Zona ist nach Reichert das Zeichen, dass die Membran der ersten Furchungskugel zu Grunde gegangen, und an ihrer Stelle jede der abgeschnürten Hälften, der Tochterkugeln, sich mit einer Membran umgeben hat; wiederum nachträglich entsteht in jeder dieser frei gewordenen Tochterkugeln ein Kern u. s. f. Die Grundzüge der Reichert'schen Theorie sind demnach: die endogene Bildung der Tochterzellen innerhalb der membranwandigen Mutterzelle und die nachträgliche Kernbildung in der fertigen Zelle. Koelliker stellt folgendes Schema der Furchung auf. Nachdem der ursprüngliche Ei-



zellenkern, das Keimbläschen, geschwunden, entsteht im Centrum des Dotters ein neues Kernkörperchen, und um dieses ein neuer bläschenförmiger Kern, welcher den Dotter um sich zur ersten Furchungskugel attrahirt. Hierauf bilden sich in diesem Kern durch endogene Zeugung um zwei neue Kernkörperchen zwei neue Kerne, welche durch Auflösung des Mutterbläschens frei werden, auseinanderweichen, und nun als gesonderte Anziehungscentra auf die folgsame Dottersubstanz wirken, so dass je eine Hälfte derselben um je einen Kern sich als Kugel concentrirt, wie beifolgende (auf das Ei einer Ascaris sich beziehende) schematische Abbildung verdeutlicht. Mit wenig Abänderungen ist diese Koelliker'sche Theorie der Furchung von der Mehrzahl der Embryologen angenommen und durch Beobachtungen bestätigt. Die Mehrzahl läugnen, wie bereits erwähnt, die Zellmembran der Furchungskugeln, und stimmen mit Koelliker darin überein, dass die Furchung von den Kernen ausgeht, die Theilung des

Kernes in zwei der Dottertheilung nicht allein vorausgeht, sondern das Moment ist, welches die letztere bedingt. Nur über gewisse Nebenumstände gehen die Meinungen auseinander. So bezweifeln erstens Bischoff u. A. mit Bestimmtheit die von Koelliker dem Kernkörperchen zugeschriebene constante wichtige Rolle bei der Bildung des ersten Furchungskernes und seiner Vermehrung, und zweitens nehmen die Meisten nicht eine endogene Zeugung der Tochterkerne, sondern eine einfache Theilung des Mutterkernes an. Viele haben direct beobachtet, dass der Kern vor der Dottertheilung eine Einschnürung erhält, welche immer tiefer wird, bis er sich in zwei auseinanderweichende Hälften trennt; nicht selten findet man daher zwei Kerne in einer Furchungskugel, ein sicherer Beweis, dass die Kernvermehrung der Dotterzerklüftung vorangeht. Nach dem, was wir oben über die sehr fragliche Bläschennatur der Kerne und über das Vorkommen von Kernkörperchen in ihnen gesagt haben, liegt auf der Hand, dass die Koelliker'sche Annahme endogener Kernzeugung um primäre Kernkörperchen durchaus nicht, wenigstens nicht überall, eine genügende thatsächliche Basis hat; auch in Koelliker's eigenen Beobachtungen vermissen wir eine hinreichende Berechtigung zur Aufstellung dieses Theiles seines Furchungsschemas. Weitere Beobachtungen müssen genauere Aufklärung über diese Einzelheiten von rein histiologischem Interesse schaffen.

Schliesslich glauben wir mit Umgehung der fraglichen Nebenpunkte folgendes Schema des Furchungsprocesses als das richtigste, bestbegründete aufstellen zu dürfen: Nachdem die ursprüngliche Eizelle nach vollendeter Reife ihren Kern, das Keimbläschen, verloren hat, constituirt sich die Dottermasse für sich zu einer Zelle, indem in ihrem Centrum ein neuer Kern entsteht, welcher sie (mit welchen Kräften, wissen wir noch bei keiner Zelle) um sich zu einer selbstständigen Kugel attrahirt. Ihre Selbstständigkeit verdankt diese Kugel blos der Cohärenz ihrer Masse und den attrahirenden Kräften des Kernes, nicht einer besonderen sie nach aussen abgränzenden membranösen Umhüllung. Die Vermehrung dieser Kugel zerfällt in folgende Acte: der Kern theilt sich, mag er nun solid oder ein Bläschen sein, in zwei, diese weichen auseinander, und jeder von ihnen wirkt mit gleichen Attractionskräften auf die Substanz der primären Kugel, so dass dieselbe sich in zwei Hälften theilt, von denen jede als Kugel um einen der Kerne sich concentrirt. Jeder dieser Kerne theilt sich wieder in zwei, die nun wieder in die Dottersubstanz sich theilen und so fort, bis durch fortgesetzte Theilung Elemente von einer bestimmten den Zwecken ihrer folgenden Verwendung entsprechenden Kleinheit geschaffen sind.

Der Ort der Furchung des Säugethiereies ist hauptsächlich der Eileiter, zum Theil auch der Uterus. Wo das Eichen die Tuba rasch durcheilt, erreicht es den Uterus schon, wenn es in den ersten Stadien der Furchung ist, während bei langsamer Wanderung durch die Tuba, oder sehr schnellem Ablauf der Furchung dieselbe in dem Eileiter ziemlich oder ganz vollendet wird. So gelangt nach Bischoff das Meerschweinchenei bereits dann in den Uterus, wenn sein Dotter erst in 4, höchstens

8 Kugeln zerklüftet ist, während das Hundeei noch das folgende Stadium (16 Kugeln) im Eileiter erreicht, das Kaninchenei aber am Ende seiner Zerklüftung im Uterus anlangt. Es beginnt auch der Furchungsprocess bei keinem der untersuchten Thiere im obersten Anfang der Tuben unmittelbar nach dem Eintritt des Eies, sondern erst, nachdem letzteres eine kleinere oder grössere Strecke unverändert durchlaufen hat, beim Kaninchen erst in der zweiten Hälfte der Tuba, beim Hunde sogar erst im letzten an den Uterus gränzenden Endstück derselben. Ueber die Zeit des Beginnes und die Dauer der Furchung sind genaue Ermittlungen schwierig. Welche Zeit bei diesem oder jenem Säugethiere zwischen dem Moment der Lösung des Eichens aus dem Follikel und der Bildung der ersten Furchungskugel verfliesst, ist nicht zu bestimmen, da keine äussere Erscheinung den Zeitpunkt der Lösung scharf bezeichnet, und ebensowenig der Moment des ersten Anfanges der Furchung sicher zu erkennen ist, wenn es auch glückte, ein Thier zufällig gerade in diesem Moment zu tödten und so das Ei gerade in diesem Zustande zu finden. Man kann daher nur von dem Zeitpunkte der Begattung aus datiren, von welcher freilich nur so viel gewiss ist, dass sie in der Nähe der Eilösung stattfindet; sind mehrere Begattungen vorhergegangen, so fehlt jeder bestimmte Ausgangspunkt. Beim Kaninchen beginnt die Furchung sicher sehr bald nach der Lösung, und wird in wenigen Tagen vollendet; das Hundeei scheint erst später sich zur Furchung anzuschicken, und einen Zeitraum von wenigstens 8 Tagen zu ihrer Durchführung zu beanspruchen. Bischoff fand das Hundeei nie vor dem 8. Tage nach der Begattung im Uterus; den bei Weitem grössten Theil dieser Zeit bringt es im letzten Dritttheil der Tuba zu, in welchem es innerhalb 24 Stunden etwa um ein Stadium des Furchungsprocesses vorzurücken scheint.

Während der Dotter sich furcht, gehen mit der äusseren Hülle des Eies einige unwesentliche Veränderungen vor sich. Die Zellen des *cumulus proligerus*, welche das Eichen bei seinem Austritt in Form des sogenannten *discus proligerus* begleiten, gehen im Eileiter allmälig zu Grunde, nachdem sie zuvor ihre im Follikel zur Zeit der Reife angenommene spindelförmige Gestalt verloren haben, wieder rund geworden sind. Die Darstellung des Hundeeies (pag. 1362) giebt ein ohngefähres Bild der allmäligen Reduction des Discus. Nach dem Untergang dieses Zellenmantels bleibt die Zona entweder nackt, oder sie umgiebt sich mit den schon besprochenen accessorischen Eileiterhüllen. Bis jetzt ist unter den Säugethiereiern eine solche Umhüllung nur beim Kaninchenei von Bischoff nachgewiesen; sie erreicht daselbst aber eine so beträchtliche Mächtigkeit, dass am Ende der Furchung die aus dünnen concentrischen Lagen zusammengesetzte Eiweissschicht nahezu denselben Durchmesser hat, wie das ganze Ei.

Noch haben wir eines höchst wunderbaren Phänomens zu gedenken, welches in äusserst seltenen Fällen bei Säugethiereiern in dieser ersten Periode ihres Entwicklungslebens beobachtet worden, aber durchaus noch nicht genügend aufgeklärt ist; es ist dies die Rotation des

Dotters. Bischoff fand einmal im Eileiter eines kurz zuvor belegten Kaninchens 4 Eier, welche bei der Bildung der ersten Furchungskugel begriffen waren, und sah bei allen vieren die Dotterkugel in der unbeweglich bleibenden Zona sich stät und majestätisch um sich selbst drehen. Später fand er in Gemeinschaft mit Leuckart dieselbe Dotterbewegung noch einmal bei einem Meerschweinchenei. Bei den Kanincheneiern will Bischoff mit Bestimmtheit eine Besetzung der Dotteroberfläche mit schwingenden Flimmercilien als Ursache des Phänomens erkannt haben, während er bei jenem Meerschweinchenei wohl das Flimmern bemerkte, die Cilien aber nicht erkennen konnte. Leider sind diese beiden Beobachtungen bis jetzt die einzigen bei Säugethieren,[1 1] während dagegen bei anderen Wirbelthieren, besonders aber bei zahllosen Arten wirbelloser Thiere, Drehungen des Dotters auf irgend einer Entwicklungsstufe, fast durchgängig des aus dem Dotter bereits gebildeten Embryos selbst mit Hülfe eines Flimmerüberzuges längst constatirt sind.[1 2] Bei den Säugethiereiern hat indessen, trotz der scheinbaren weitverbreiteten Analogie, die Dotterrotation mehreres Räthselhafte, welches Bedenken gegen die unbedingte Parallelisirung mit den Drehungen der Embryonen anderer Thiere im Ei erwecken muss. Erstens ist es auffallend, dass Bischoff nur ein einziges Mal bei Kaninchen und Meerschweinchen die Bewegung gesehen, obwohl er eine grosse Anzahl von Eiern aus genau denselben Entwicklungsstadien unter denselben Umständen vor sich gehabt hat, noch weit wunderbarer aber, dass er nicht wenigstens die Organe der Bewegung, die Flimmercilien an allen Eiern dieser Stufe gefunden hat. Zweitens ist aber die Anwesenheit von Flimmercilien auf der Dotterkugel etwas ganz Unerklärliches; wie können Cilien, die wir sonst nur als Producte membranöser Zellwandungen kennen, auf der membranlosen Oberfläche des Dotters, einer Flüssigkeit, entstehen? Wir haben kein Recht, an der Richtigkeit der Bischoff'schen Beobachtung und der bildlichen Darstellung einer solchen mit undeutlichen Spitzchen besetzten Dotterkugel zu zweifeln; sonst liesse sich für die Bewegung eine andere plausible Ursache vermuthen, d. i. eine Drehung der Dotterkugel durch die Bewegungen eingedrungener Saamenfäden in der bereits pag. 1341 angedeuteten Weise. So gut Bischoff selbst einmal ein ganzes Hundeei durch die Bewegungen der auf der Zona befindlichen Saamenfäden um sich selbst gedreht werden sah, so gut z. B. die dem Dotter sehr ähnliche nackte Spore von Fucus erwiesenermaassen durch die Bewegungen der allenthalben in ihre Oberfläche eingebohrten Schwärmsporen regelmässig rotirt, liesse sich eine Drehung der Dotterkugel durch eingedrungene, sich fortbewegende Saamenfäden, wenn zufällig einmal die Bewegung derselben die dazu nöthige Uebereinstimmung in Richtung und Rhythmus hätte, recht wohl denken. Doch ist dies nur eine Vermuthung, welche ohne directen Beweis keinen Werth hat. Vorläufig darf überhaupt wohl auf die so selten gesehene Dotterdrehung bei Säugethieren kein hohes Gewicht gelegt werden, abgesehen davon, dass wir keine Ahnung von den Zwecken derselben haben.

[1] Das Verdienst der ersten Entdeckung des Furchungsprocesses gebührt PREVOST und DUMAS, welche ihn am Froschei beobachteten, ohne jedoch sein Wesen und seine Bedeutung zu erkennen (*Ann. d. scienc. nat.* I. Sér. Tome II. pag. 110). Selbst als die Beobachtung von RUSCONI am Froschei bestätigt, an zahlreichen anderen Thiereiern wiederholt, auch am Hundeei constatirt war, wurde Anfangs noch wenig Werth darauf gelegt. J. MUELLER betonte zuerst die Wichtigkeit dieses Vorganges (*Physiol.* Bd. II. pag. 662); von da wurde derselbe als wesentlicher allgemeiner Entwicklungsact durch zahlreiche Forschungen erwiesen, seine Natur genauer erforscht. Die wichtigsten Arbeiten über den Furchungsprocess sind folgende: BISCHOFF, *Entw. des Kanincheneies*. pag. 61; BERGMANN, *die Zerklüftung u. Zellenbildung im Froschdotter*, MUELLER's *Arch.* 1841, pag. 89; BAGGE, *de evol. Strongyli auric. et Ascar. acum. Diss.* Erlangen 1841; VOGT, *Unters. über d. Entw. der Geburtshelferkröte*, Solothurn 1842; RATHKE, FROR. *Notizen*, 1842, No. 517; KOELLIKER, *Beitr. zur Entw. wirbelloser Thiere*, MUELLER's *Arch.* 1843, pag. 68; REICHERT, *über d. Furchungsproc. der Batrachiereier*, MUELLER's *Arch.* 1841, pag. 523; *der Furchungsproc. u. die sogenannte Zellbildung um Inhaltsportionen* ebendas. 1846, pag. 196; WITTICH, *die Entstehung des Arachnideneies im Eierstock*, ebendas. 1849, pag. 111. — [2] LEUCKART, *die Blasenbandwürmer u. ihre Entw.* Giessen 1856. — [3] KOELLIKER a. a. O. pag. 76. — [4] Die Hypothesen über die Schicksale des sich auflösenden Keimbläschens sind sehr zahlreich. So glaubte MARTIN BARRY direct die Entstehung endogener secundärer und tertiärer Zellengenerationen in ihm beobachtet zu haben; LOVÈN (MUELLER's *Arch.* 1848, pag. 531) war es besonders, welcher jene neben den Furchungskugeln häufig erscheinenden kleinen hellen Kügelchen als die Producte des Keimbläschens ausgab, u. s. f. — [5] Ein vortreffliches Bild des Furchungsprocesses beim Froschei (und der weiteren Entwicklung) geben die sauberen und treuen Wachspräparate, welche Herr Dr. ZIEGLER in Freiburg nach ECKER's Darstellungen in den *Icon. physiol.* fertigt. Da dieselben bereits an den meisten Universitäten acquirirt sind, verweisen wir auf dieselben. — [6] v. BAER hat für die späteren Stadien des Furchungsprocesses beim Froschei bestimmte von gewissen Aehnlichkeiten entlehnte Namen eingeführt. Die in *Fig.* VII. abgebildete, bei Zerklüftung in 64 Furchungskugeln entstehende Form des Dotters nennt v. BAER die Himbeerform; sind die Kugeln noch weiter verkleinert, so dass die Oberfläche des Dotters wie mit kleinen Erhabenheiten besetzt erscheint, so stellt dies je nach der Grösse der Erhabenheiten die Chagrin- oder Sandsteinform dar. — [7] Vergl. H. MECKEL v. HEMSBACH, *d. Bildung der für part. Furchung best. Eier der Vögel etc., Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. III. pag. 425. — [8] Vergl. REICHERT a. o. a. O. u. *Ber. über die Fortschritte der mikroskop. Anatom.* MUELLER's *Arch.* 1854, pag. 11. An letzterem Ort wendet sich REICHERT speciell gegen die von mir in GUENTHER's *Lehrb. d. Phys.* vorgebrachte Darstellung des Furchungsprocesses, in welcher ich mich im Wesentlichen, wie hier, BISCHOFF angeschlossen habe. REICHERT vertheidigt die Membran der Furchungskugeln nicht mit neuen Gründen, sondern hält sich für berechtigt, mir das Recht, ein Urtheil in der Frage abzugeben, abzusprechen. Das ist eine wohlfeile Kritik, gegen welche ich nur Folgendes erinnere. In einem Lehrbuche ist es Pflicht, die gesammte Physiologie möglichst objectiv vorzutragen, bei streitigen Lehren aber nach subjectivem Ermessen die richtigeren Ansichten auszuwählen, auch wenn nicht überall eigene umfassende Untersuchungen zur Seite stehen. So habe ich damals schon nach gewissenhafter Prüfung der REICHERT'schen und BISCHOFF'schen Gründe die Ueberzeugung gewonnen, dass letztere gegen die Existenz einer Membran um die Furchungskugeln gewichtiger und entscheidender sind, und würde demzufolge die Lehre von der Furchung in BISCHOFF's Sinne vorgetragen haben, auch wenn ich nicht durch Autopsie diese Ansicht bei mir befestigt hätte. Dies hatte ich aber durch Untersuchung der Furchungskugeln an Frosch- und Entozoeneiern wenigstens in dem Maasse gethan, dass ich mir das volle Recht zu einem eigenen Urtheil unbedenklich zusprechen durfte. — [9] REICHERT gründet seine Ueberzeugung von der Existenz von Membranen um die Furchungskugeln hauptsächlich auf folgende Punkte. Beim Froschei sieht man häufig von den in der Bildung begriffenen Furchen aus kurze dunkle Linien in die Segmente des Dotters ausstrahlen (ECKER, *Ic. Taf.* XXIII, *Fig.* 9 f.); diese Linien erklärt REICHERT als die optischen Ausdrücke von Falten einer in die Furchung hineingezogenen Membran. Das ist eine Hypothese, kein Beweis; mit demselben Recht kann man diese Linien für Spalten in der zähen Bindesubstanz des Dotters erklären. Zweitens stützt sich REICHERT auf die hyalinen uhrglasförmigen Säume, welche auf Wasserzusatz an den Rändern der Furchungskugeln zum Vorschein kommen, wie er meint, indem die durch endosmotische Wirkungen aufgeblähte Membran sich abhebt. Es ist schon im Text erwähnt, dass diese Säume bei weiterer Ausdehnung in Form von Tropfen sich loslösen, daher nur als

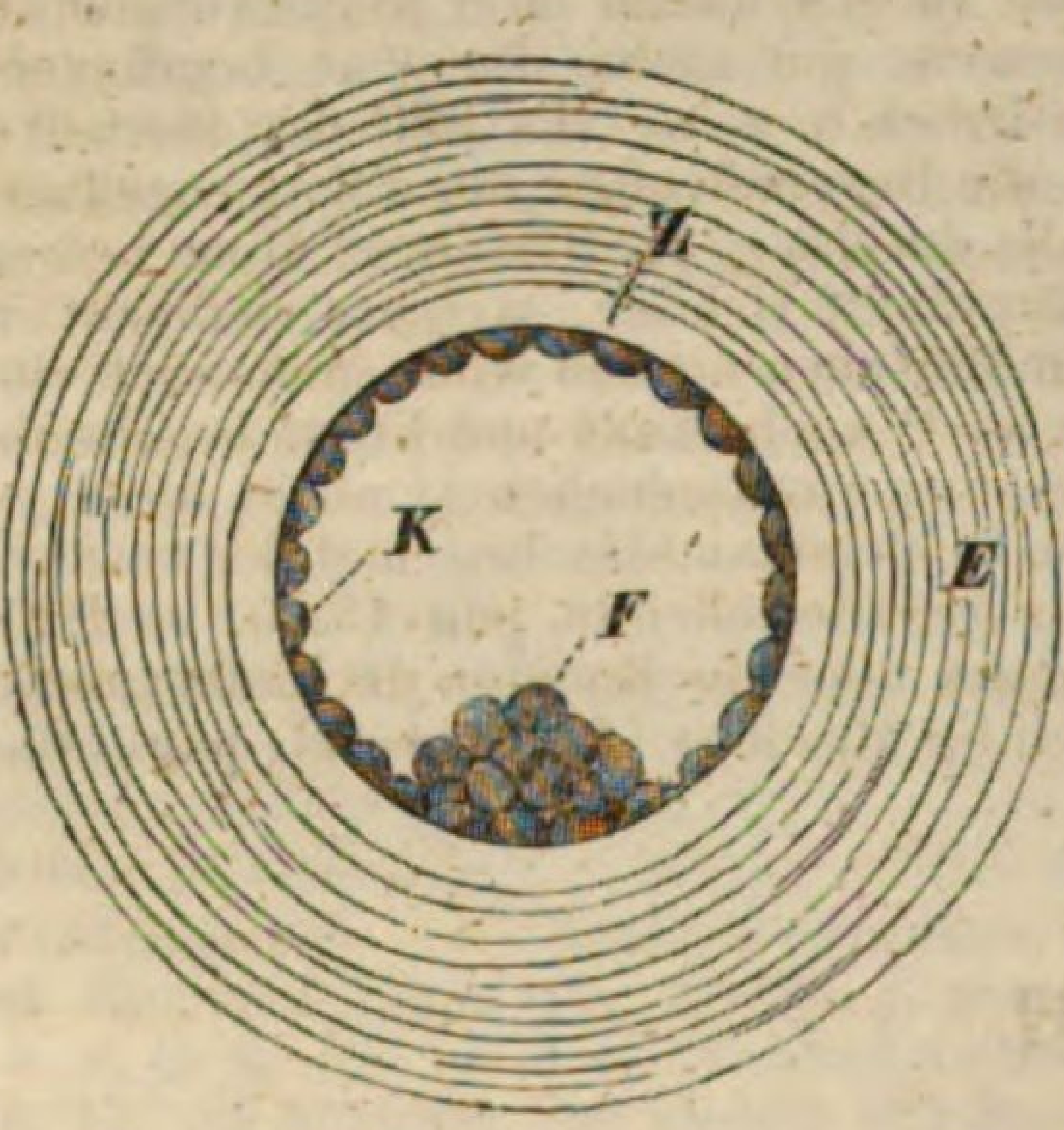
vorquellende freie Bindesubstanz zu betrachten sind. Hiergegen wendet REICHERT nur ein, dass diese Tropfen jedem Anfänger bekannt wären! Und doch haben es die bewährtesten Histiologen für nicht leicht erachtet, in einem ganz analogen Falle ein bestimmtes Urtheil zu fällen, ob nämlich die an den Basen der Darmcylinderzellen auf Wasserzusatz hervorquellenden, endlich in Tropfen sich ablösenden Säume freier Zelleninhalt oder von einer Membran umgeben sind. Die oben erwähnten, gegen eine Membran an den Furchungskugeln sprechenden Thatsachen, besonders die unebene Contour, das allmälige Zerfliessen der Kugeln bei Anwendung von Druck, glaubt REICHERT mit der Annahme zu entkräften, dass, wo sie eintreten, die Membran bereits zerstört sei, BISCHOFF's Zeichnungen daher ebenfalls von solchen hüllenlosen, der Zerstörung anheimgefallenen Furchungskugeln entnommen seien. Das ist wiederum eine ganz willkührliche Annahme, da ganz dasselbe an jeder völlig frischen, unter den Augen entstandenen Furchungskugel des Froscheies sich beobachten lässt. Früher hat REICHERT als weiteren Beweis für die Membran noch den Umstand aufgeführt, dass die Furchungskugeln, in Spiritus erhärtet, ihre Form beibehalten, was natürlich von der Coagulation der eiweisshaltigen Zwischenflüssigkeit herrührt; diesen Beweis scheint REICHERT selbst fallen gelassen zu haben. — [10] Noch weit weniger stichhaltig, als die für die Furchungskugelmembran angeführten Gründe, sind die, welche man für die Bläschennatur ihrer Kerne vorgebracht hat. Die scharfe runde Contour derselben beweist gar nichts für eine begränzende Membran, ebensowenig ihre Resistenz gegen Druck u. s. w. Es fällt mir hierbei ein ganz ähnlicher Streit ein, welchen man über die Beschaffenheit der Pflanzenzellkerne geführt hat. NAEGELI erklärte dieselben ebenfalls durchweg für Bläschen; MOHL bemerkt mit Recht, dass, wenn man jedes bestimmt begränzte Gebilde, welches vielleicht eine etwas dichtere peripherische Schicht besitzt, ein Bläschen nennen wolle, man auch einen Schweizerkäse für ein solches erklären müsse. — [11] Auch BARRY und KEBER beschreiben Rotationen des Dotters mit Hülfe von Flimmercilien im Kaninchenei; allein diese vermeintlichen Eier sind die schon oben erwähnten Schleimhautbläschen und der vermeintliche Dotter eine losgerissene Parthie von Flimmerepithelzellen (s. pag. 1338). — [12] Eine Zusammenstellung der wichtigsten Beobachtungen über die Rotation der Embryonen in den Eiern der verschiedensten Thiere findet sich bei BISCHOFF (*Kaninchenei*, pag. 58).

§. 302.

Keimblase, Keimblätter und Fruchthof. Das durch den Furchungsprocess geschaffene Baumaterial des Eies wird bei den Säugethieren nicht ohne Weiteres zur Zusammensetzung des Embryonalkörpers verwendet, sondern zunächst in bestimmter Weise zu einer Grundlage in Gestalt einer Blase geordnet und verbunden, von welcher nur ein kleiner Theil später direct zum Embryonalkörper ausgearbeitet, der grösste zu accessorischen Bildungen umgewandelt wird. In dieser Blase (der Keimblase) wird ferner, bevor der Bau des Embryos selbst beginnt, das Zellenmaterial an dem hierzu bestimmten Bauplatz, dem Fruchthof, besonders angehäuft, und in mehrere concentrische Schichten, die Keimblätter, gesondert, deren jede zur Herstellung einer functionell coordinirten Klasse von Organen des Embryos bestimmt ist. Die genaue Kenntniss des Herganges und der Natur dieser vorläufigen Umgestaltungen im Säugethierei verdanken wir fast ausschliesslich den classischen Forschungen BISCHOFF's.

Das Säugethierei gelangt als ein maulbeerförmiges Aggregat von Furchungskugeln innerhalb der Zona in den Uterus, erhält aber hier sehr bald ein völlig verändertes Ansehen, welches fast genau dem eines reifen Eierstockseies vor der Furchung, aber nach dem Schwinden des Keimbläschens gleicht. Die Furchungskugeln scheinen sich aufgelöst zu haben,

der Dotter wieder als homogene Flüssigkeit die Zonahöhle auszufüllen. Beim Hunde- und Kaninchenei ist indessen diese Auflösung der Furchungskugeln nur scheinbar, Zusatz von Flüssigkeit zum Ei gestaltet den homogenen Dotter schnell wieder zum Furchungskugelhaufen um; das scheinbar homogene Ansehen, welches besonders auffallend beim Kaninchenei ist, rührt davon her, dass der Furchungskugelhaufen vom Centrum des Eies aus auseinandergetrieben, und sämmtliche Furchungskugeln an die Wand der Zona gedrängt sind, wo sie nach Art eines Epithels geordnet, untereinander und gegen die Zona so abgeplattet sind, dass ihre noch nicht von Membranen markirten Gränzen nicht sichtbar sind. Stellt man den Focus auf die mittlere Höhle des Eies ein, so sieht man ringsherum die wandständigen Furchungskugeln nach innen halbkuglig vorspringen; an einer Stelle, welche daher dunkler und undurchsichtiger sich ausnimmt, gewahrt man ein Häufchen unveränderter Furchungskugeln (ähnlich dem *cumulus proligerus* der *membrana granulosa* des GRAAF'schen Follikels). Ein Durchschnitt des Kanincheneies in einer Meridianebene, welche durch jenes Häufchen unveränderter Furchungskugeln gelegt würde, gäbe demnach eine Ansicht, wie in beifolgender schematischer Abbildung (*Z* Zona, *E* Eiweissumhüllung, *K* wandständige Furchungskugeln, *F* Haufen unveränderter Furchungskugeln).



Ganz ähnlich fand BISCHOFF das Verhalten des Hundeeies. Auch in diesem werden nach der Ankunft im Uterus die vorher zu einem Haufen zusammengedrängten Furchungskugeln nach der Peripherie gedrängt, und hier zu einer der Zona concentrischen Schicht geordnet, in welcher die einzelnen Furchungskugeln nur dadurch noch unterscheidbar sind, dass je eine derselben durch ein lichtes Centrum und zwei bis drei dieses umgebende Ringe glänzender Dotterkörnchen markirt wird. Die dunkeln kleinsten Furchungskugeln erleiden offenbar während der in Rede stehenden wandständigen Anordnung eine Expansion, in deren Folge die ursprünglich dicht gedrängten Dotterkörnchen auseinanderrücken und in concentrischen Kreisen den hervortretenden Kern umgeben; Zusatz von Wasser condensirt auch hier wieder den Dotter. An einer Stelle zeigt sich beim Hundeei ebenfalls ein Haufen unveränderter Furchungskugeln. Beim Ei des Meerschweinchens und des Rehes findet nach BISCHOFF eine wirkliche Auflösung der durch die Furchung hergestellten Dotterkugeln statt; dieselben sollen mit Verlust ihrer Kerne wieder zu einer homogenen die Zonahöhle ausfüllenden Flüssigkeit zusammenschmelzen. Alle erdenkliche Mühe, auch bei diesen Eiern die Permanenz der Furchungskugeln in der wieder homogen

erscheinenden Dottermasse nachzuweisen, sie oder ihre Kerne wieder zum Vorschein zu bringen, blieb erfolglos. Es wird BISCHOFF selbst schwer, an die factische Auflösung der Furchungskugeln, durch welche der vorhergegangene Zerklüftungsprocess zum zwecklosen Luxus herabgesetzt wird, zu glauben, um so mehr, als auch bei diesen Eiern, wie bei den anderen, alsbald an der Stelle des Dotters eine aus verwachsenen Zellen bestehende Blase gefunden wird, deren Zellen beim Kaninchen und Hunde ohne allen Zweifel, wie bei allen übrigen Thieren die Embryonalzellen, unmittelbar aus den Furchungskugeln hervorgehen. Da indessen die Beobachtungen nicht den geringsten thatsächlichen Anhalt liefern, wagt BISCHOFF nicht, auf die blosse Analogie hin auch dem Meerschweinchen- und Rehdotter in diesem Stadium persistirende, aber latente Furchungskugeln zuzusprechen, ist im Gegentheil zu dem Glauben geneigt, dass auch bei den übrigen Säugethiereiern zu einer Zeit die Furchungskugeln sich zu einer formlosen Masse, in welcher dann neue freie Zellbildung auftritt, auflösen.[1] Ohne mir einen bestimmten Ausspruch zu erlauben, muss ich doch bekennen, dass mir BISCHOFF's Schluss aus der Analogie weit weniger berechtigt erscheint, als der entgegengesetzte. Beim Meerschweinchenei findet sich wenigstens eine Andeutung der beim Kaninchen- und Hundeei evidenten wandständigen Anordnung der Furchungskugeln; BISCHOFF beschreibt in einem Falle die Beschaffenheit der in der Spitze des Uterus gefundenen Eier folgendermaassen: „auch hier hatte der Dotter jenes gleichförmige Ansehen, war nicht in Kugeln zerlegt, nur schien er in seinem Centrum gewissermaassen eine Höhle zu enthalten, oder die Dotterkörnchen schienen sich mehr an der Peripherie, eine durchsichtigere Substanz im Centrum der Dotterkugel angehäuft zu haben". Beim Rehei war indessen keine Spur dieser Anordnung zu finden; weder beim Meerschweinchen-, noch beim Rehei zeigt sich eine Andeutung des späteren Fruchthofes in Form einer Anhäufung unveränderter Furchungskugeln an einer bestimmten Stelle in diesem Stadium der Entwicklung.

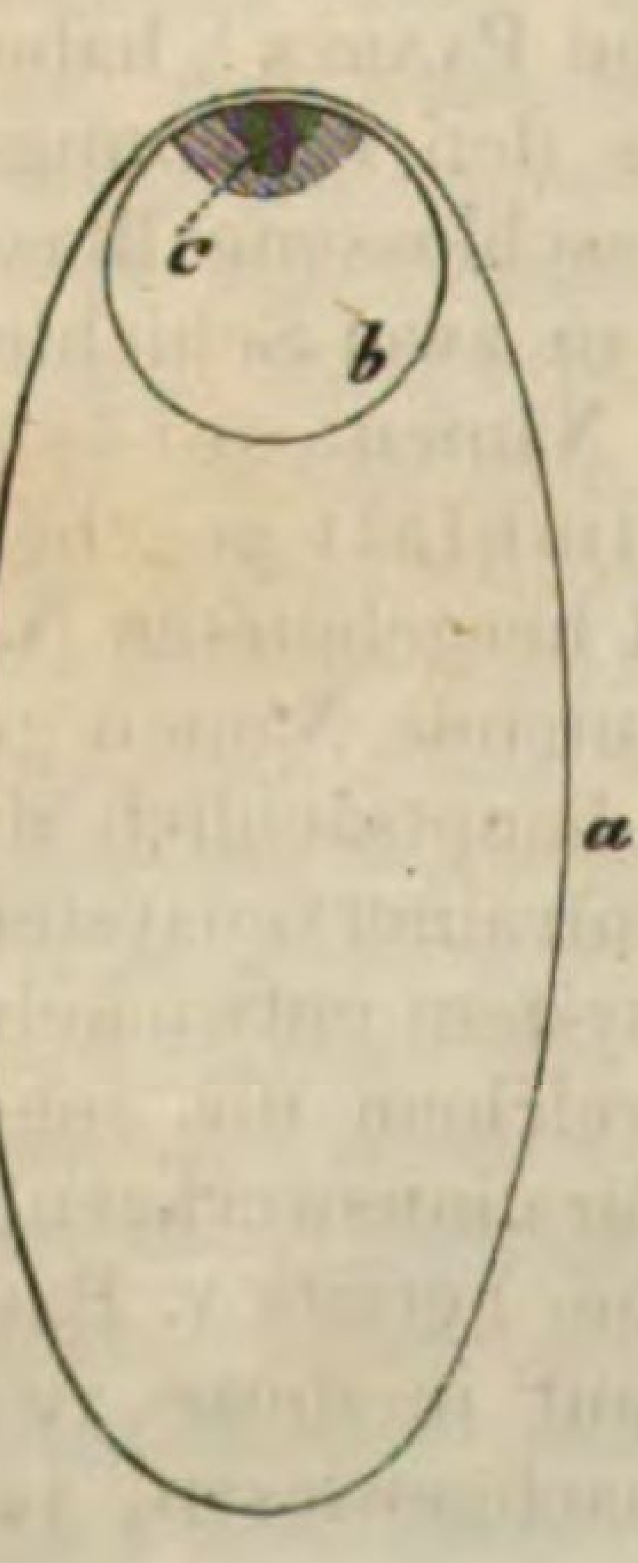
Das weitere Verhalten der vier Repräsentanten des Säugethiereies ist folgendes. Bei Kanincheneiern, welche wenige Stunden älter, als die zuletzt beschriebenen sind, erscheint die Dotteroberfläche nicht mehr homogen, sondern sie zeigt eine deutliche Mosaik fünf- und sechseckiger, fest verbundener, gegeneinander abgeplatteter, ringsum an die Zona angedrückter, kernhaltiger Zellen; die innere Höhle des Eies ist von einer hellen Flüssigkeit erfüllt, an einer Stelle der wandständigen Zellenschicht zeigt sich noch immer der kuglig nach innen vorspringende dunkle Haufen von Furchungskugeln. In dieser Beschaffenheit verbleiben die Eichen längere Zeit, während sie ziemlich rasch durch eine Vermehrung der die Zona auskleidenden wandständigen Zellenschicht wachsen, die Zona selbst aber mit der zunehmenden Ausdehnung sich mehr und mehr verdünnt, und in gleichem Maasse die ihr aufgelagerte Eiweissschicht schwindet, endlich mit der Zona nur eine einzige dünne Hülle des Eies bildet. Ganz ähnlich verhält sich das Hundeei. Auch hier fand BISCHOFF in zahlreichen Fällen die

vorher unsichtbaren Gränzen der expandirten, aneinandergedrängten wandständigen Furchungskugeln durch zarte, aber deutliche scharfe Linien, welche eine Mosaik von fünf- und sechseckigen Polygonen bildeten, markirt; jedes Polygon schloss zwei- oder dreifache Kreise glänzender Dotterkörnchen um ein lichtes Centrum ein. Der Haufen unveränderter Furchungskugeln war wie vorher vorhanden, die Zona der Grössenzunahme des Eies entsprechend ausgedehnt und verdünnt. Das Wesen dieser Veränderung der Erscheinung der Zellenmosaik ist einfach das, dass sich die an die Wand gedrängten nackten Furchungskugeln jetzt mit Membranen umgeben, und durch Verkittung ihrer überall innig aneinanderstossenden membranösen Wände eine zusammenhängende, der Zona anliegende, einfache Zellenblase gebildet haben. Diese aus den verschmolzenen Furchungszellen entstandene Blase führt den Namen der Keimblase, die an einem Theil derselben anhaftende Anhäufung übrig gebliebener Furchungskugeln stellt die erste Anlage des Fruchthofes, der späteren Baustätte des Embryos dar. Auch beim Meerschweinchen- und Rehei wird aus dem Dotter eine aus Zellen zusammengesetzte Keimblase gebildet, und in ihr ein Fruchthof angelegt, jedoch mit wichtigen Abweichungen. Anstatt dass das Meerschweinchenei, wie bei den vorhergenannten Thieren, in diesem Stadium als ein ineinandergeschachteltes Doppelbläschen, von denen das äussere als verdünnte Zona structurlos ist, das innere als Keimblase aus verschmolzenen polygonalen Zellen besteht, gefunden wird, stellt es nur ein einfaches längliches, aus Zellen gebildetes Bläschen dar, besteht nur aus der nackten Keimblase. Die *zona pellucida* löst sich vollständig auf. Merkwürdig ist ferner, dass das Meerschweinchenei nicht in der Uterinhöhle verbleibt, sondern in eine Uterindrüse hineingelangt, und im Fundus derselben mit ihrem Epithel verwächst.[3] Auch hier entsteht ein Fruchthof, von dem sogleich weiter die Rede sein wird. Bei den bisher genannten Säugethiereiern schliesst sich die beschriebene Entstehung der Keimblase unmittelbar an das Ende des Furchungsprocesses an, ohne Stillstand ordnen und verbinden sich die Furchungszellen zur Keimblase; nicht so beim Rehei. Hier findet sich das merkwürdige Verhältniss, dass Brunst und Begattung in die erste Hälfte des Augusts fallen, die Entwicklung des Embryos aber erst Ende December beginnt. Das Ei löst sich, wie Bischoff zuerst erwiesen, Anfang August, wird durch den Saamen befruchtet, furcht sich, während es in wenigen Tagen den Eileiter durchläuft, und gelangt am Ende der Furchung in den Uterus, wo, wie schon erwähnt, die Furchungskugeln wieder zu einer gleichförmigen Dottermasse zu zerfliessen scheinen. In diesem Zustande, in welchem es ganz einem Eierstocksei gleicht, verharrt das Rehei unverändert vier volle Monate lang, und dann erst beginnt der weitere Entwicklungsprocess: Umgestaltung des Dotters zu einer aus verwachsenen Zellen bestehenden länglichen Keimblase, Anlegung eines Fruchthofes und, in Uebereinstimmung mit dem Meerschweinchenei, im Gegensatz zum Hunde- und Kaninchenei, Auflösung der Zona. Wir wiederholen, dass nach Bischoff die Zellen der Keimblase nicht, wie bei den übrigen

Eiern, die wandständig gewordenen, mit Membranen umhüllten Furchungskugeln sind, sondern dass nach Auflösung der letzteren in der homogenen Dottermasse von Neuem Zellbildung und zwar freie Zellbildung nach dem SCHWANN'schen Typus eintreten, und die so geschaffenen Zellen zur Keimblase verschmelzen sollen, ein teleologisch völlig unbegreiflicher, aller Analogie widersprechender Umweg, gegen welchen sich aber jetzt kein thatsächlicher Einwand erheben lässt.

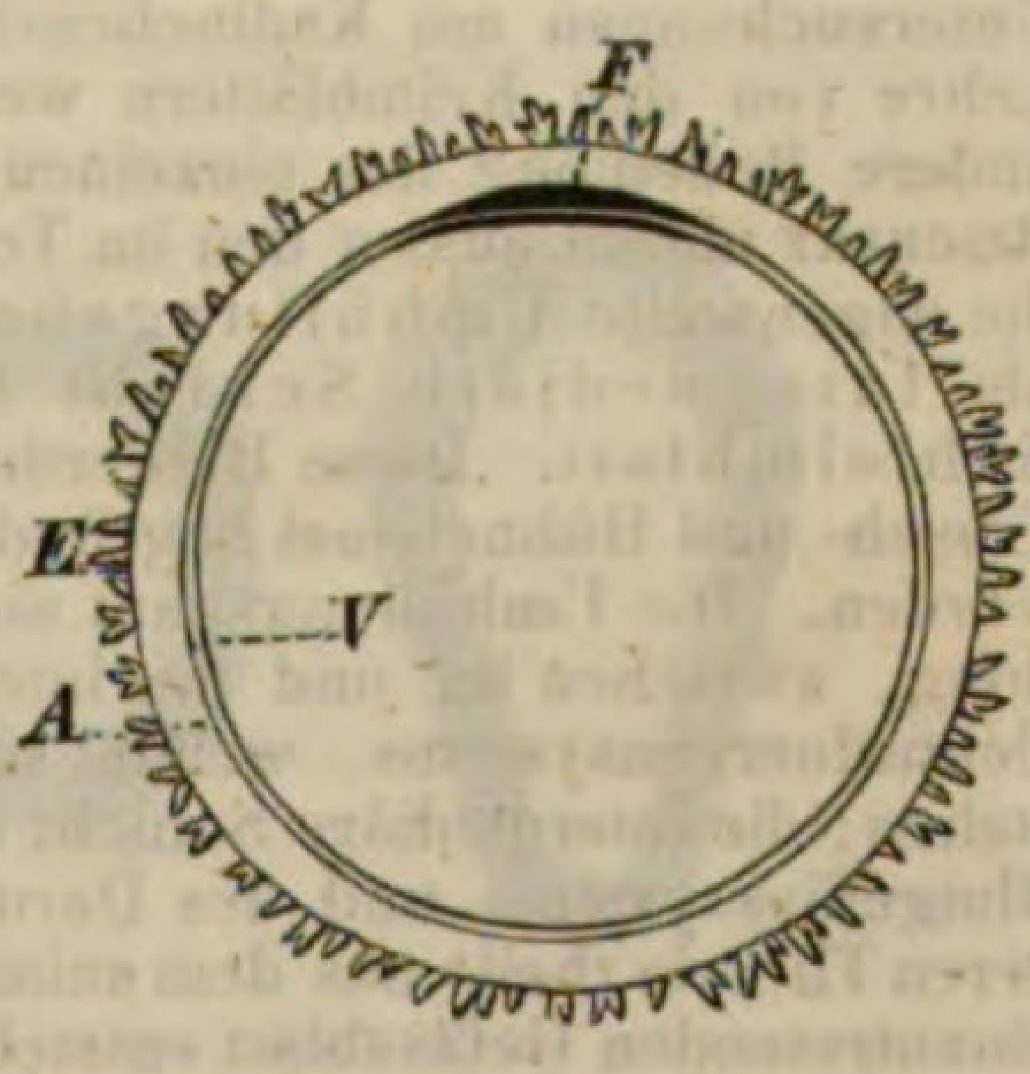
Bald nachdem die ersten Dotterzellen zur Keimblase verbunden sind, und diese durch Wachsthum eine gewisse Grösse erreicht hat, geht eine weitere wichtige Veränderung mit dem Ei vor sich, die Sonderung der ursprünglich einfachen Keimblase in zwei Zellenschichten, die Keimblätter. Beim Kaninchenei tritt diese Sonderung ein, wenn dasselbe eine Grösse von $1^3/_4'''$ erreicht hat. Es erscheint dann, frisch aus dem Uterus genommen, als ein rundes hyalines Bläschen, welches erst auf Zusatz von Wasser als Doppelbläschen sich ausweist, indem die jetzt sehr dünne, structurlose äussere Eihaut, die verdünnte Zona, von der inneren Keimblase sich abhebt. An dieser Keimblase zeigt sich deutlich der Fruchthof, schon dem blossen Auge als dunklerer Punkt kenntlich, unter dem Mikroskop als eine runde verdickte Parthie der Keimblase; die einzelnen Zellen der Keimblase und des Fruchthofes sind jetzt nicht mehr durch so deutliche polygonale Contouren geschieden, wohl aber noch an den regelmässig vertheilten Zellenkernen zu erkennen. Bei genauerer Untersuchung ergiebt sich, dass innerhalb des Fruchthofes und in seiner nächsten Umgebung die Keimblase nicht mehr einfach ist, sondern aus einer doppelten Lage besteht, indem an ihrer Innenfläche eine gesonderte dünne Schicht von sehr zarten Zellen sich nachweisen lässt. BISCHOFF gelang es, diese innere Schicht von der äusseren abzupräpariren; unter Umständen löst sie sich von selbst in grösserer Ausdehnung ab. Diese Sonderung der Keimblase in zwei Lagen schreitet vom Fruchthof aus gleichmässig nach allen Seiten immer weiter vor, bis endlich die ganze Keimblase aus zwei concentrischen, innig aneinanderliegenden Lagen oder Blättern besteht. DOELLINGER und PANDER[3] haben zuerst beim Vogelei eine analoge Zerspaltung der aus den Furchungszellen zusammengesetzten Haut (welche hier keine geschlossene Blase, sondern eine Scheibe, die „Keimscheibe", bildet), in zwei Schichten entdeckt, und der oberen oder äusseren Schicht den Namen: seröses Blatt, der unteren oder inneren den Namen: Schleimblatt gegeben. v. BAER hat für diese von der äusseren Beschaffenheit hergeleiteten Namen bezeichnendere, die physiologische Dignität andeutende Namen gewählt, das äussere (seröse) Blatt, aus welchem sich hauptsächlich die specifisch animalischen Organe des Embryos, das Centralnervensystem und die Körperwandungen mit dem animalen Muskelsystem entwickeln, animales Blatt, das innere (Schleim-) Blatt, aus welchem die sogenannten vegetativen Organe, die Verdauungs- und Respirationswerkzeuge entstehen, vegetatives Blatt genannt. Allerdings nahm bereits v. BAER auch für das Säugethierei die Trennung der Keimhaut in diese zwei Blätter an, allein BISCHOFF hat dieselben zuerst direct nachgewiesen, von

ihrem ersten Auftreten an bis zum Ende der Embryonalentwicklung ihre Umgestaltungen verfolgt, manche schon früher bekannte Bildung des Eies in die richtige Beziehung zu den Blättern der Keimblase gesetzt, wie wir im Folgenden sehen werden. Später tritt zu den zwei genannten Blättern im Säugethierei, wie im Vogelei, noch ein drittes, das sogenannte Gefässblatt, welches zwischen dem animalen und vegetativen Blatt sich ebenfalls zunächst als eine gesonderte Zellenschicht differenzirt.[1] Das Hundeei verhält sich dem Kaninchenei in Betreff der Spaltung der Keimblase in animales und vegetatives Blatt völlig gleich; ebenso fand Bischoff im Anfange des Januar die Reheier als zarte (15 Mm. lange und 2,5 Mm. breite) Bläschen, deutlich aus zwei zelligen Blättern bestehend; das dickere äussere Blatt zeigte runde Zellen mit feinkörnigem Inhalt und Fetttropfen, die innere zartere Lage undeutlichere, mehr polygonale Zellen, welche erst auf Zusatz von Essigsäure einen Kern hervortreten liessen. Es geht aus dieser abweichenden Constitution beider Blätter hervor, dass ihre Sonderung nicht eine einfach mechanische ist, sondern mit einer inneren Differenzirung des Keimblasenmaterials Hand in Hand geht, oder von ihr ausgeht. Auch beim Meerschweinchenei scheidet sich eine animale von einer vegetativen Zellenlage, aber mit wunderbaren Abweichungen in Bezug auf Gestalt und Anordnung der beiden Blätter. Wir deuteten schon an, dass dasselbe nach Auflösung seiner Zona in eine Uterindrüse gelangt und hier sich zur Keimblase gestaltet; indem sich später an der Stelle, wo das Eichen sich befindet, die Uterinhöhle durch Verwachsung der Schleimhautwände vollständig schliesst, wird die das Eichen bergende Uterindrüse in eine geschlossene Höhle verwandelt. In derselben fand Bischoff das Eichen in folgender Beschaffenheit: es stellt einen länglichen Zapfen dar, welcher mit einem Ende auf dem Boden der Höhle festgewachsen ist, am anderen Ende eine kleine bläschenförmige Anschwellung trägt (s. d. Figur Anm. 2). Bei genauerer Untersuchung stellte sich heraus, dass der Zapfen eine aus verwachsenen Zellen bestehende Blase *a*, die bläschenförmige Endanschwellung ein zweites innerhalb des Zapfens befindliches kleines Zellenbläschen *b* ist, dessen obere Hälfte der Innenseite der äusseren Blase dicht anliegt, während die untere Hälfte frei in die Höhle des Zapfens hineinragt. Das innere Bläschen zeigt an seinem Scheitel, also wo es dem äusseren anliegt, eine runde verdickte Stelle *c*, in welcher sich ein dichterer, birnförmiger, centraler Theil vor der minder dichten Peripherie auszeichnet. Der gesammte Zapfen ist das Ei, d. h. die nackte Keimblase, die beiden ineinander geschachtelten Bläschen sind die Keimblätter, aber, wie die späteren Umgestaltungen unzweifelhaft lehren, in umgekehrter Lagerung, wie bei den übrigen Säugethiereiern. Das äussere längliche Bläschen ist das vegetative Blatt, das



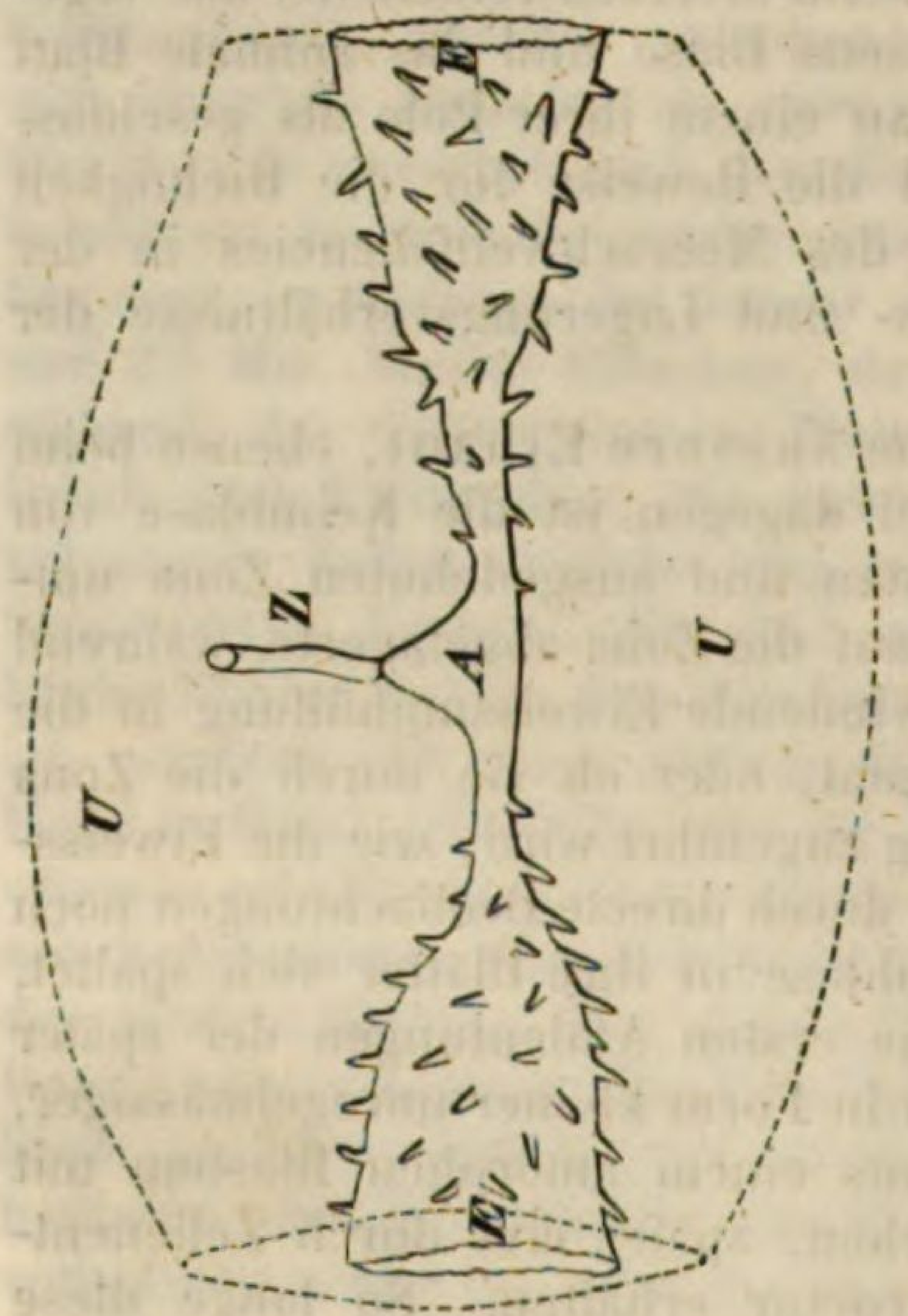
innere, endständige, runde Blatt mit dem Fruchthof *c* ist das animale Blatt. Während beim Kaninchen- und Hundeei das vegetative Blatt zunächst als scheibenförmige Membran am Fruchthof von der Innenseite des animalen Blattes sich ablöst, und erst allmälig die ganze Blase des letzteren innerlich umwächst, ist beim Meerschweinchenei das vegetative Blatt von Anfang eine geschlossene Blase und das animale Blatt entsteht an der Innenseite derselben an einem ihrer Pole als geschlossenes Bläschen. Wir werden alsbald die Beweise für die Richtigkeit dieser Deutung der beiden Bläschen des Meerschweincheneies in der entsprechenden Umkehr der Bildungs- und Lagerungsverhältnisse der Embryonalanlage beibringen.

Beim Meerschweinchenei fehlt eine äussere Eihaut, ebenso beim Rehei; beim Kaninchen- und Hundeei dagegen ist die Keimblase von einer solchen, d. h. von der verdünnten und ausgedehnten Zona umschlossen. Ob beim Kaninchenei die auf die Zona abgelagerte, während des Wachsthums allmälig wieder schwindende Eiweissumhüllung in die Bildung der äusseren Eihaut mit eingeht, oder ob sie durch die Zona hindurch dem Dotter als erste Nahrung zugeführt wird, wie die Eiweissumhüllung des gelben Vogeldotters, ist durch directe Beobachtungen noch nicht entschieden. Während die Keimblase in ihre Blätter sich spaltet, entstehen auf der äusseren Eihaut die ersten Andeutungen der später eine wichtige Rolle spielenden Zotten in Form kleiner unregelmässiger, zackiger Anhänge, welche Anfangs aus einem amorphen Blastem mit eingestreuten Molecularkörnchen bestehen, später erst durch Zellenentwicklung in diesem Blastem eine Structur erhalten. So lange diese Zotten noch klein und wenig verzweigt sind, ertheilen sie der Oberfläche der äusseren Eihaut ein sammtartiges Ansehen; beim menschlichen Ei erreichen sie, indem jede zu einem vielfach verzweigten Bäumchen auswächst, eine solche Mächtigkeit, dass dessen äussere Haut einer mit Moos dicht bewachsenen Fläche (*Chorion frondosum*) gleicht. Ihre Entstehung ist auf eine Blastemablagerung von aussen, nicht auf ein Auswachsen der äusseren Eihaut selbst zurückzuführen.



Menschliche Eier sind aus diesem Stadium nicht bekannt; da indessen die späteren Verhältnisse derselben mit voller Sicherheit schliessen lassen, dass sie sich in allen bisher erörterten Beziehungen dem Kaninchen- oder Hundeei vollkommen analog verhalten, geben wir schliesslich einen schematischen Durchschnitt des Kanincheneies nach vollendeter Trennung der Keimblätter. *E* bedeutet die mit den Zottenanfängen besetzte äussere Eihaut, durch Wasserzusatz von der Keimblase abgehoben; *A* das animale, *V* das vegetative Blatt der Keimblase, *F* die den Fruchthof darstellende Verdickung.

[1] Vergl. Bischoff, *Entw. des Rehes*, pag. 12. — [2] Die merkwürdige Lagerung des Meerschweincheneies nach der Bildung der Keimblase erhellt aus beifolgender Bischoff-scher Zeichnung (*Entw. des Meerschweincheneies*, *Taf.* II, *Fig.* 17—23). Der Uterus zeigt regelmässig durch eine bauchige Verdickung *U* die Stelle, wo sich das Eichen befindet, an. Schneidet man ihn an dieser Stelle vorsichtig auf, so gelingt es, den Epithelialüberzug der Schleimhaut dieser Parthie als zusammenhängenden Schlauch abzuziehen. Die so erhaltene Epithelröhre *EE* zeigt auf ihrer Aussenseite, mit welcher sie vorher der Schleimhaut anlag, zahlreiche zottenartige Anhänge, das sind die herausgezogenen Epithelialauskleidungen der Uterindrüsen. An der Stelle, welche dem grössten Durchmesser der bauchigen Anschwellung des Uterus entspricht, ist die Epithelialröhre beträchtlich verengt; in der Mitte der Verengerung, an der Seite, welche der Mesenterialanheftung des Uterus gegenüberliegt, trägt dieselbe eine kegelförmige Ausbuchtung *A*, an deren Spitze ein länglicher Zapfen *Z* mit bläschenförmiger Endanschwellung, das Eichen, sitzt. Später schliesst sich die Uterinhöhle bei *A* gänzlich, indem die Schleimhautwände an der verengten Stelle zusammenwachsen; dann liegt das zapfenförmige Eichen in einer geschlossenen Höhle in der wulstförmigen Verdickung der Uterinwand. — [3] Pander, *Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei*, Würzburg 1817. — [4] Vor den entscheidenden Untersuchungen Bischoff's wurde die Annahme natürlich geschiedener Keimblätter von manchen Seiten her in Zweifel gezogen, die Keimblätter für Kunstproducte, oder für ideale Scheidungen eines willkührlichen Schematismus erachtet. Jetzt ist zwar die reelle Existenz der Blätter ausser Zweifel gesetzt, und zwar nicht allein beim Vogelei, sondern auch beim Säugethierei, ja eine analoge Scheidung des Baumaterials als durchgreifende Eigenthümlichkeit der Eientwicklung im Allgemeinen erwiesen; allein noch vor Bischoff's Untersuchungen am Kaninchenei hatte Reichert die ursprüngliche Pander-Baer'sche Lehre von den Keimblättern wesentlich modificirt, eine andere Zahl und theilweise andere Bedeutung der einzelnen Schichten aus eigenen Untersuchungen erschlossen. Reichert nimmt ausser den im Text beschriebenen zwei Blättern ein drittes, äusserstes, die sogenannte Umhüllungshaut an; dem animalen Blatt entspricht die von ihm als intermediäre Schicht bezeichnete Lage, dem vegetativen Blatt Reichert's Schleimblatt. Diese Blättertheorie ist von Reichert zunächst auf Beobachtungen am Frosch- und Hühnchenei begründet, später aber auch auf das Säugethierei übertragen worden. Die Umhüllungshaut nimmt nach ihm gar keinen Theil an der Embryonalbildung, zwischen ihr und der intermediären Schicht entstehen für sich die Anlagen des Centralnervensystems, welche nach Baer und Bischoff aus dem animalen Blatt entstehen; die intermediäre Schicht selbst ist die Uranlage der Wirbelsäule, der Haut, des Blutgefässsystems und des Darmhautsystems, also von Theilen, welche nach der anderen Theorie theils aus dem animalen, theils aus dem vegetativen, theils aus dem später hinzutretenden Gefässblatt entstehen; das Schleimblatt Reichert's endlich ist die Grundlage der Darmschleimhaut. Wir können nicht auf eine ausführliche Abwägung beider Blättertheorien gegeneinander eingehen, am wenigsten hier, da die Beweise für die eine und die andere, wie schon die oben gemachten Andeutungen lehren, aus der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe und Systeme herzuholen sind. Wenn wir im Folgenden unserer Darstellung ausschliesslich die Pander-Baer-Bischoff'sche Lehre von den Keimblättern zu Grunde legen, so geschieht dies allerdings zuerst, weil wir sie für die naturgemässere, besser begründete halten; zweitens aber, weil nach ihr das Verständniss der Umgestaltungen des Eies leichter ist; durch eine Nebeneinanderherführung

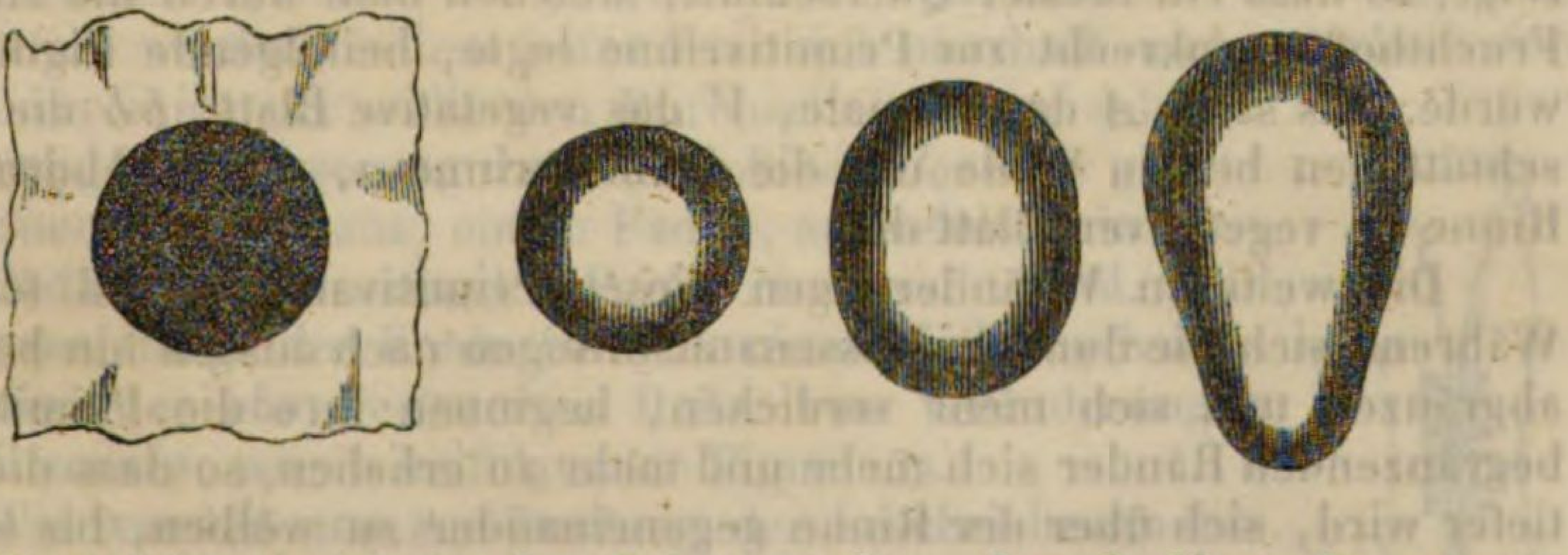


beider Theorien müssten wir bei dem Anfänger Confusionen herbeizuführen fürchten. Aus demselben Grunde schenken wir auch einer neueren von Remak aufgestellten Modification der Lehre von den Keimblättern keine Berücksichtigung. Wer sich speciell über diese abweichenden Theorien unterrichten will, den verweisen wir auf: Reichert, *das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich*, Berlin 1840; *Beiträge zur Kenntniss des Zustandes der heutigen Entwicklungsgesch.*, Berlin 1843, u. *Monatsber. d. Berl. Akad.* 1842, pag. 220, ferner auf die Darstellung der Reichert'schen Lehre in J. Mueller's *Phys.* Bd. II. pag. 671 u. 688. Die Ansicht von Remak findet sich in den *Monatsber. d. Berl. Akad.* October 1848 u. Mueller's *Arch.* 1849, pag. 75.

VERÄNDERUNGEN DES EIES WÄHREND DER EMBRYONALENTWICKLUNG.

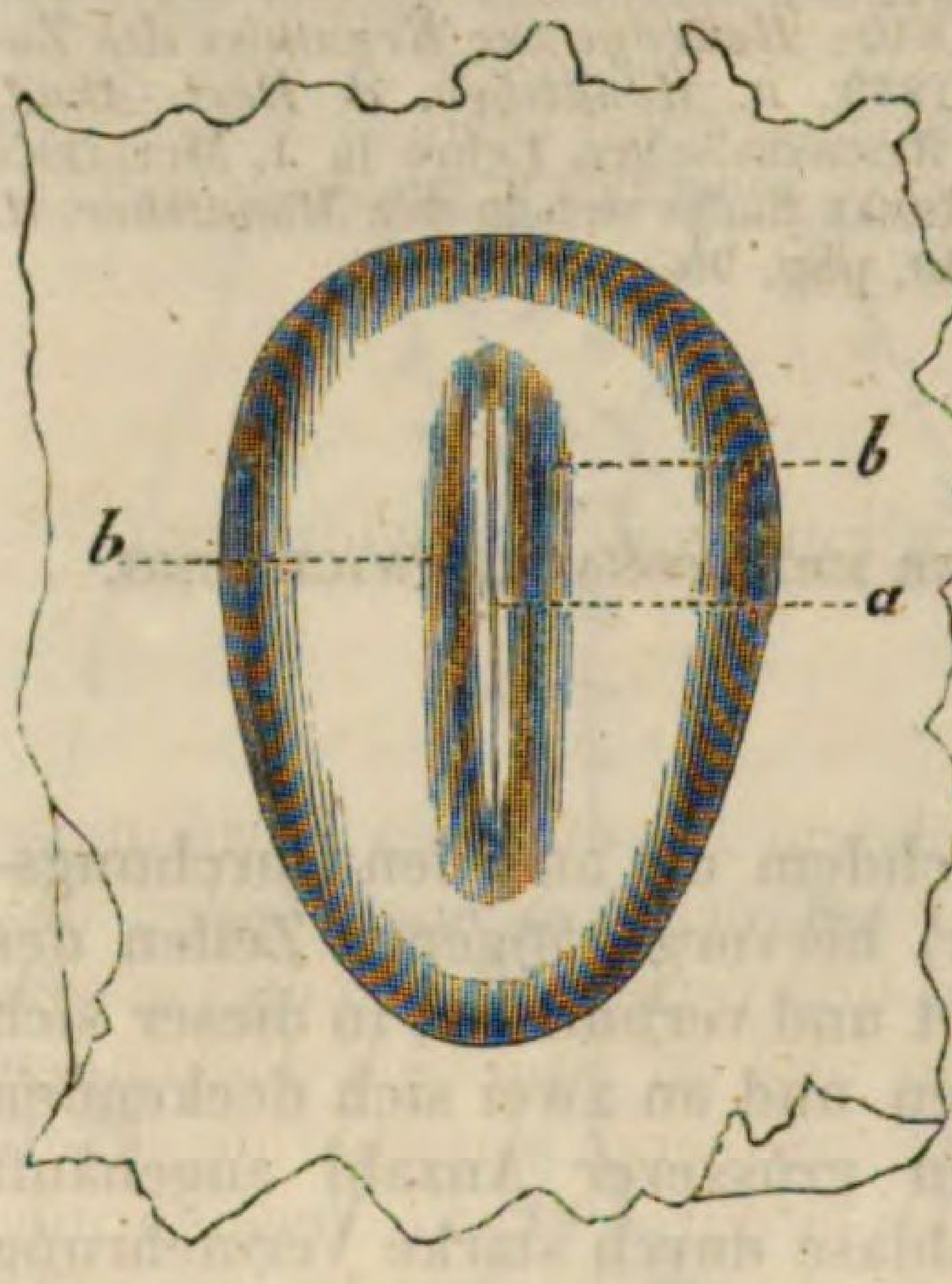
§. 303.

Erste Anlage des Embryos. Nachdem die aus den Furchungskugeln (oder aus dem homogenen Dotter) hervorgegangenen Zellen des Säugethiereies sich zur Keimblase geordnet und verbunden, in dieser sich in zwei concentrische Schichten geschieden und an zwei sich deckenden runden Stellen beider Schichten sich in grösserer Anzahl angehäuft haben, nachdem die so beschaffene Keimblase durch starke Vermehrung ihrer Zellen rasch eine bestimmte Grösse erreicht hat, beginnt im Fruchthof der Aufbau des Embryos, und zwar im Säugethierei auf dieselbe Weise, wie in den Eiern aller übrigen Wirbelthiere. Der bisher gleichförmig dunkel erscheinende runde Fruchthof des Kaninchen- und Hundeeies, an die wir uns zunächst halten, hellt sich in seinem Centrum auf, indem eine relativ beträchtlichere Vermehrung der Zellen an seiner Peripherie eintritt, jedoch nur im äusseren animalen Blatt, während im vegetativen der Fruchthof nach wie vor sein gleichförmiges Ansehen behält. Hierauf erleidet derselbe eine Gestaltveränderung, wird zunächst oval, sodann schwach birnförmig. Beifolgende Abbildungen erläutern diese allmäligen Veränderungen des Fruchthofes.

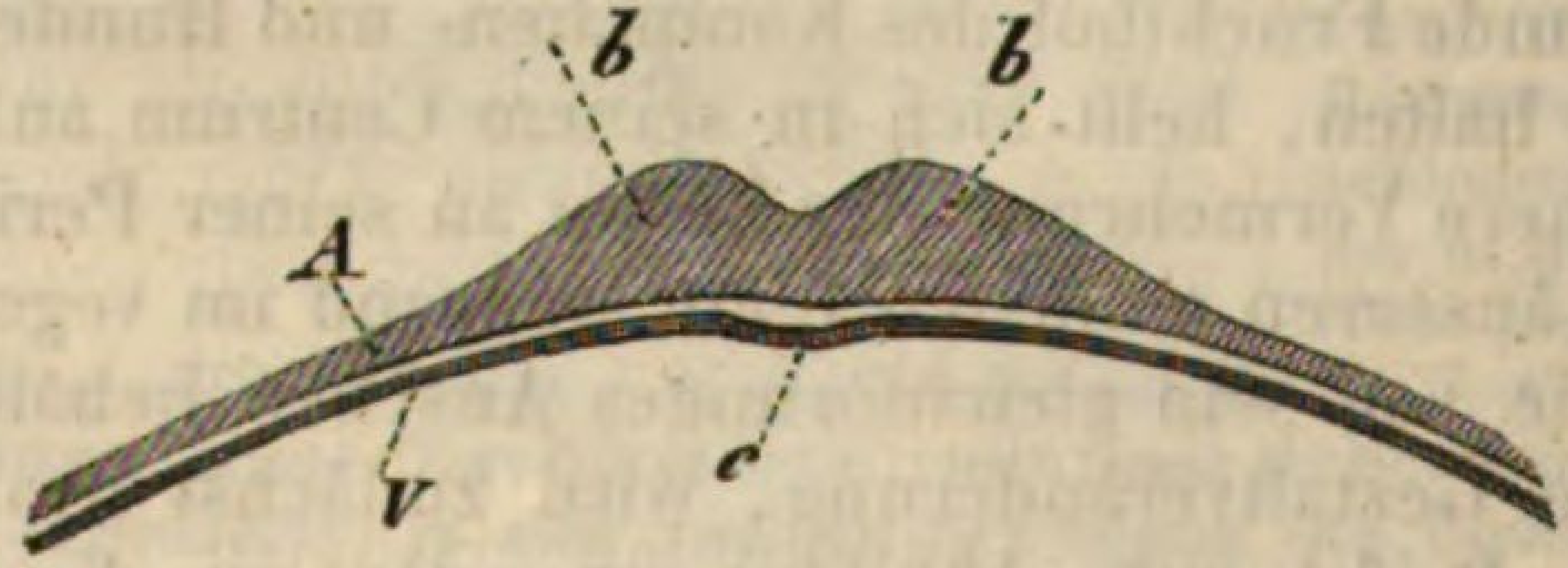


Hierauf erscheint in der Längsachse des hellen Centrums des Fruchthofes ein Anfangs kaum erkennbarer blasser Längsstreifen *a*, welcher dadurch allmälig deutlicher hervortritt und schärfere Begränzung erhält, dass zu seinen beiden Seiten zwei breite dunkle Längsstreifen *b b* erscheinen, welche ober- und unterhalb des Achsenstreifens ineinander übergehen. Mit anderen Worten, die erste Andeu-

tung der Embryonalanlage erscheint in der Mitte des hellen Centrums des Fruchthofes als eine längliche dunkle Masse *bb*, in deren



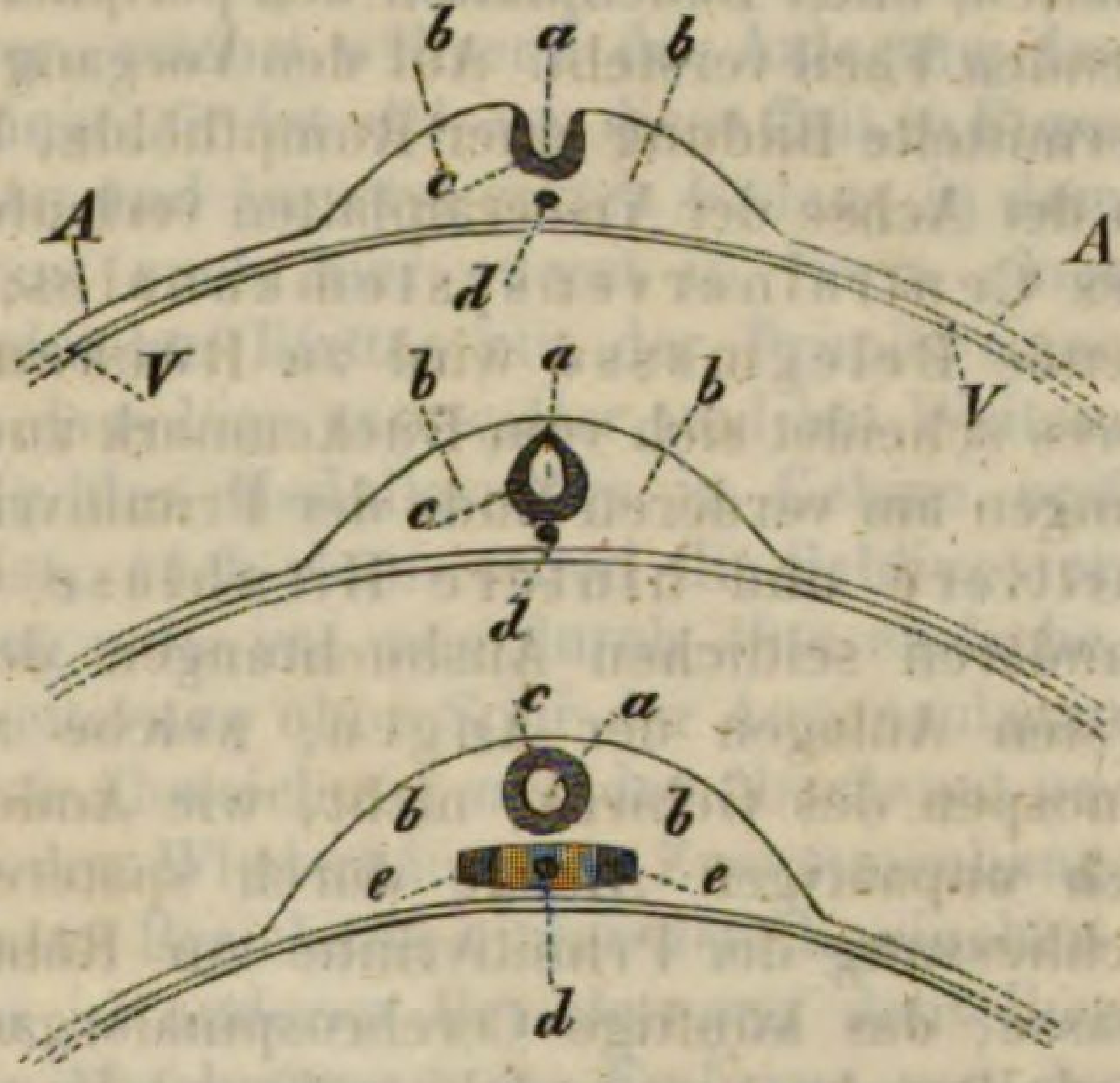
Längsachse ein lichter, nach dem breiten Theil des Fruchthofes zu rund, nach dem schmalen zu spitz endigender Streifen *a* sichtbar ist. Genau so verhält sich die erste Erscheinung der Embryonalanlage beim Hundeei, nur dass hier die dunkle Masse von Anfang an birnförmig gestaltet ist. Aus der Untersuchung von Querschnitten und aus Profilansichten des Fruchthofes hat sich ergeben, dass der lichte Achsenstreifen der optische Ausdruck einer rinnenförmigen Vertiefung ist (nicht, wie v. Baer ursprünglich meinte, einer leistenförmigen Erhabenheit), die dunklen Massen, welche sie umgeben, von wallförmig erhobenen Verdickungen der Keimblase herrühren. Die rinnenförmige Vertiefung hat den Namen Primitivrinne erhalten; von ihrer Bedeutung, sowie derjenigen der sie umgebenden schildförmigen Verdickung wird sogleich die Rede sein. Von Wichtigkeit ist, dass die eben beschriebene Anlage im Centrum des Fruchthofes ausschliesslich dem animalen Blatte der Keimblase angehört, das



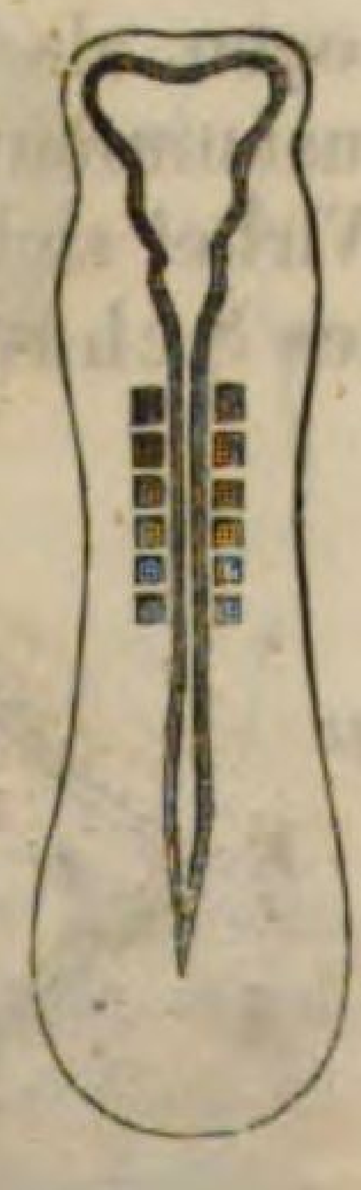
isolirte vegetative Blatt höchstens einen seichten Abdruck der Rinne zeigt, so dass ein idealer Querschnitt, welchen man durch die Mitte des Fruchthofes senkrecht zur Primitivrinne legte, beifolgende Figur geben würde. Es stellt *A* das animale, *V* das vegetative Blatt, *bb* die durchschnittenen beiden Wälle um die Primitivrinne *a*, *c* den Abdruck der Rinne im vegetativen Blatt dar.

Die weiteren Veränderungen dieser Primitivanlage sind folgende. Während sich die dunkeln Massenanhäufungen nach aussen hin bestimmt abgränzen und sich mehr verdicken, beginnen ihre die Primitivrinne begränzenden Ränder sich mehr und mehr zu erheben, so dass die Rinne tiefer wird, sich über der Rinne gegeneinander zu wölben, bis sie endlich zusammenstossen und der ganzen Länge nach zusammenwachsen. Hierdurch wird, wie die folgenden schematischen Querschnitte erläutern, die offene Rinne in eine geschlossene Röhre verwandelt. Während diese allmälige Ueberwölbung der Rinne vor sich geht, zum Theil auch erst nach erfolgtem Schluss, werden die Wände der Rinne von einer eigenthümlichen, durch ihre helle glasartige Beschaffenheit aus-

gezeichneten Belegmasse *c* austapeziert, wahrscheinlich nicht durch eine neue Auflagerung von aussen, sondern dadurch, dass die Begränzungsschicht der Rinne selbst eine Umwandlung erleidet, welche ein verändertes optisches Verhalten bedingt. Während und nach der Schliessung ändert sich ferner die Form der Röhre, indem sie an einem (dem vorderen) Ende sich beträchtlich erweitert und drei hintereinanderliegende blasenartige Ausbuchtungen bildet, von denen die vorderste grösste sehr bald wieder zwei secundäre seitliche Ausbuchtungen treibt. Das hintere Ende der Röhre erweitert sich weniger beträchtlich zu einer rhombischen Ausbuchtung. Eine weitere Veränderung zeigt sich jetzt in der die Rinne oder Röhre umgebenden Massenanhäufung.

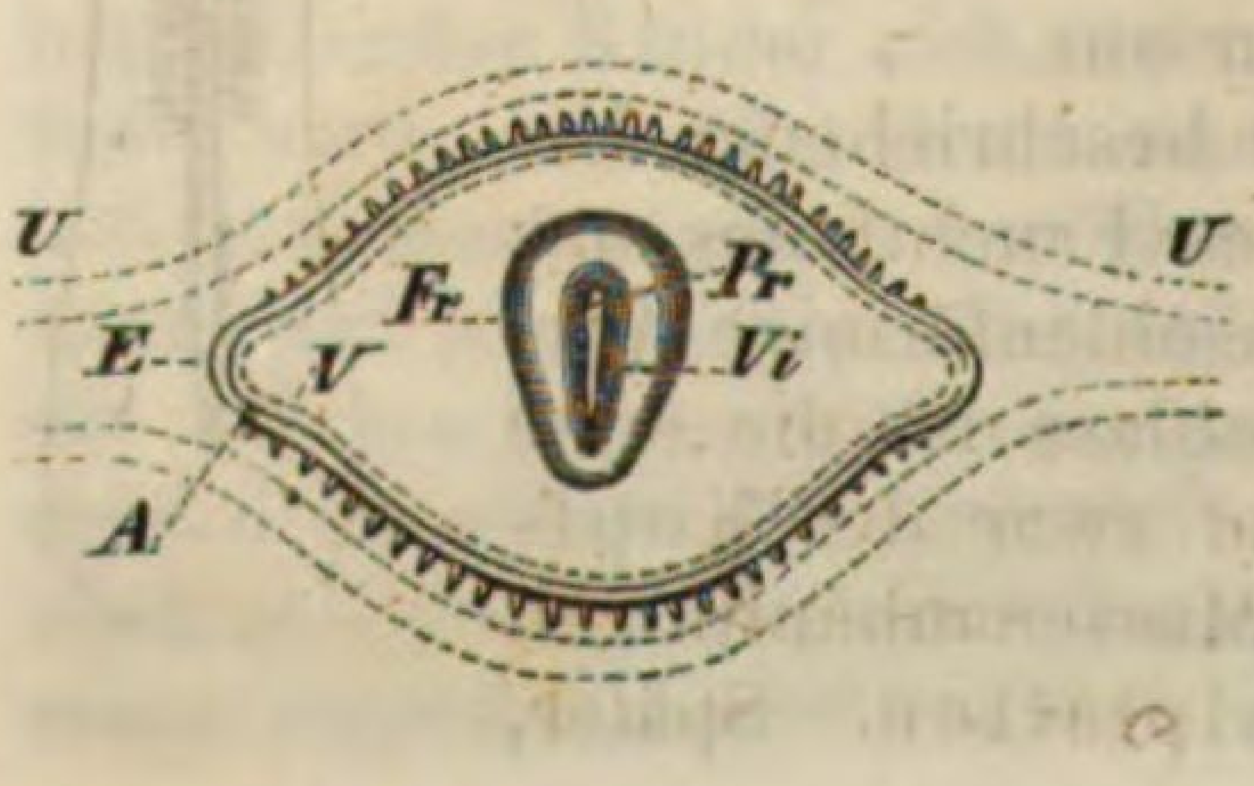


Betrachtet man die Primitivrinne von oben, so sieht man in ihrer Achse einen dunkleren Streifen sich hinziehen, welcher vorn unter der letzten der drei blasigen Ausbuchtungen mit einem dickeren Knötchen endigt, während zu beiden Seiten der Rinne an ihrem mittleren schmalen Theil kleine viereckige Plättchen paarig erscheinen, und schnell an Zahl zunehmen. Der dunkle Streifen in der Achse der Rinne ist die sogenannte *chorda dorsalis,* die Wirbelsaite, ein unter dem Boden der Rinne im animalen Blatt verlaufender Zellenstrang *d* in obigen Querschnitten. Die viereckigen Plättchen sind Zellenhäufchen, welche in gewissen Abständen von einander ursprünglich discret zu beiden Seiten der Chorda erscheinen, bald aber zu Ringen um die letztere werden, indem jedes Paar sich oberhalb und unterhalb derselben vereinigt; *e e* stellt den Durchschnitt einer solchen ringförmigen Auflagerung dar. Die *chorda dorsalis* gleicht jetzt einem Rosenkranz, einem Faden, an welchem in kleinen Abständen von einander Perlen aufgereiht sind. Die Embryonalanlage des Kanincheneies nimmt sich nach dem Auftreten der eben erörterten Reihe von Veränderungen nach Bischoff, wie in beifolgender Figur aus.



Wir wenden uns zur Deutung der beschriebenen Urbildungen. Die im hellen Centrum des Fruchthofes aus den vereinigten Wällen gebildete schuhsohlenförmige Verdickung des animalen Blattes der Keimblase ist die erste Anlage des Embryonalkörpers, und zwar der Kopf- und Rumpfwände; die wallförmigen Massenanhäufungen selbst führen den Namen der Visceralplatten. Später,

wenn die sohlenförmige Körperanlage durch allmälige Umbiegung ihrer Ränder nach der Unterfläche Kahnform annimmt, scheidet man die Visceralplatten in Rücken- und Bauchplatten, indem man unter ersteren den zur Rückenbildung dienenden centralen Theil der Visceralplatten, unter Bauchplatten den peripherischen, nach unten sich umschlagenden Theil versteht. Auf den Vorgang selbst, die durch die Umbeugung vermittelte Bildung einer Rumpfhöhle, kommen wir alsbald zurück. Die in der Achse der Visceralplatten verlaufende Rinne ist die erste Anlage des Centralnervensystemkanales; die an ihren Wänden erscheinende Belegmasse wird zu Rückenmark und Gehirn selbst, letzteres scheidet sich vom Rückenmark zuerst in Form jener drei Ausbuchtungen am vorderen Ende der Primitivrinne, welche daher als vordere, mittlere und hintere Hirnblase unterschieden werden. Die secundären seitlichen Ausbuchtungen der vorderen Hirnblase sind die ersten Anlagen der Augen, welche also von Anfang an als paarige Knospen des Gehirns, nicht, wie Andere meinen, aus einer ursprünglich unpaarigen Anlage durch spätere Theilung entstehen. Mit der Schliessung der Primitivrinne zur Röhre wird die wandständige Belegmasse, das künftige Cerebrospinalorgan, ebenfalls in eine Röhre, das Medullarrohr, verwandelt, während die rinnenförmige Höhlung nun einen geschlossenen, in der Achse der Nervensubstanz verlaufenden Kanal darstellt. Bei der Weiterentwicklung des Rückenmarks und Gehirns wird dieser Kanal mehr und mehr verengt, schliesst sich jedoch nicht ganz, sondern persistirt zeitlebens in den Hirnventrikeln und dem engen mit Epithel ausgekleideten Centralkanal des Rückenmarks. Bei den Vögeln erhält sich auch die hintere lanzettförmige Erweiterung dieses Kanals in Form des *sinus rhomboidalis* im Lendenmark. Die vorderste und hinterste Hirnzelle schnüren sich später abermals ein, so dass fünf hintereinanderliegende Ausbuchtungen, Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn, entstehen, welche die Grundlagen der einzelnen Abtheilungen des fertigen Gehirns darstellen. Die *chorda dorsalis* ist das erste Gerüste der Wirbelsäule, die an ihr aufgereihten aus den paarigen Plättchen entstandenen ringförmigen Verdickungen werden zu den Wirbelkörpern, von denen erst später die Wirbelbogen als paarige das Medullarrohr umgreifende und über demselben zusammenwachsende Fortsätze, sowie die übrig bleibenden Fortsätze der Wirbel sich bilden. Das vordere Ende der Chorda bildet die Grundlage des Schädels, der Schädelwirbel.[1]



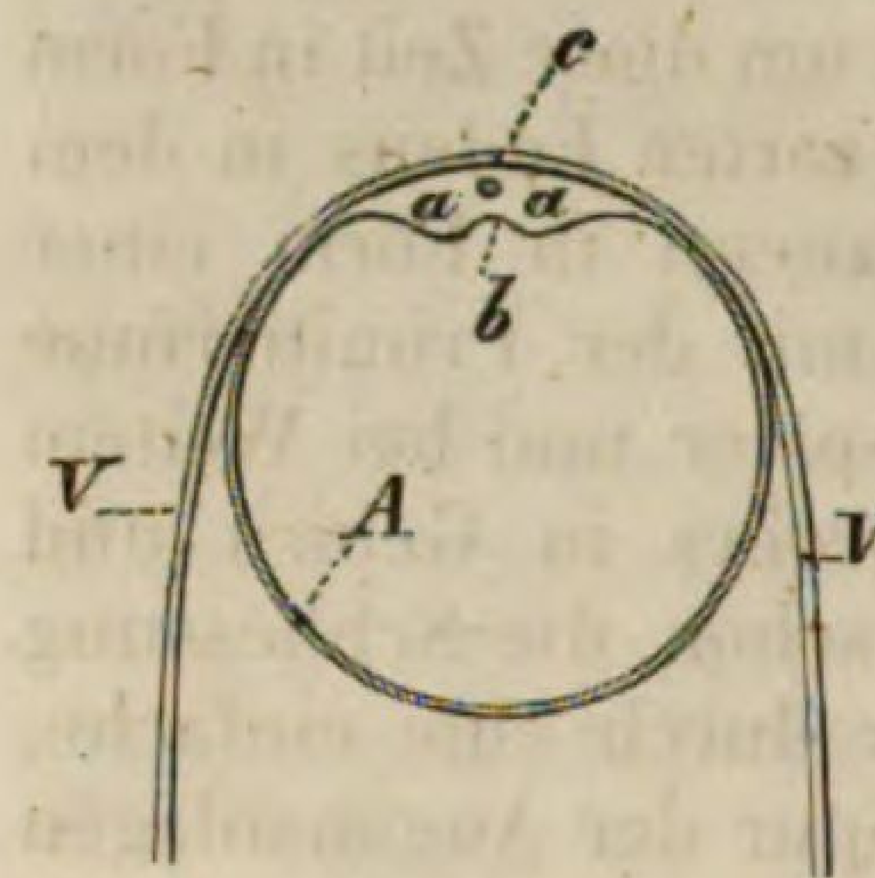
Wir haben der vorstehenden Skizze der ersten Embryonalbildungen das Kaninchenei zu Grunde gelegt; bis auf unwesentliche Abweichungen ist der Vorgang ganz derselbe beim Hundeei und überhaupt beim Säugethierei. Das Hundeei nimmt während desselben eine citronenförmige Gestalt an, und stellt

sich mit seiner Längsachse in die des Uterus *U*, während die Längsachse des Fruchthofes *Fr* und des Embryos *Vi* rechtwinklig zu derselben steht. Die Form der Visceralplatten *Vi* ist im Anfang stark birnförmig, der zur Bildung der Bauchplatten bestimmte Randtheil durch grössere Durchsichtigkeit vor den Rückenplatten ausgezeichnet. Das Rehei, wie überhaupt die Eier der Wiederkäuer, wächst während der Anlegung des Embryos ausserordentlich in die Länge, findet sich um diese Zeit in Form eines 6—8 Zoll langen, sehr dünnen und äusserst zarten Fadens in dem Uterinkanal. Der Embryo erscheint auch hier zuerst in Form einer sohlenförmigen Verdickung des animalen Blattes mit der Primitivrinne in der Längsachse; auffallend ist, dass hier erst später und bei Weitem weniger ausgeprägt die Scheidung des Medullarrohrs in Gehirn und Rückenmark eintritt; das Gehirn ist, auch wenn schon die Schliessung der Rinne zur Röhre der Vollendung nahe ist, nur durch eine einfache, langgestreckte, spindelförmige Erweiterung ohne Spur der Augenanlagen ausgedrückt. Bischoff bringt diese Abweichung mit der überhaupt geringen Ausbildung des Gehirns bei den Wiederkäuern in Zusammenhang. Während indessen das Rehei in dieser Beziehung hinter dem Kaninchen- und Hundeei zurückbleibt, eilt es in anderen Beziehungen denselben weit voraus, so namentlich in der Abschnürung des Embryos von der Keimblase und der Reduction des vegetativen Theiles derselben zur Nabelblase, wie die Folge lehren wird.

Von hohem Interesse ist die Betrachtung der Embryonalanlage beim Meerschweinchenei, bei welchem die abweichenden Verhältnisse der Keimblase und ihrer Blätter nothwendig auffallende Verschiedenheiten erwarten lassen. Bischoff hat dieselben in vollendeter Klarheit aufgedeckt, so schwierig die Untersuchung besonders auch durch den Umstand gemacht wird, dass die Embryonalentwicklung mit solcher Schnelligkeit vor sich geht, dass binnen zwei Tagen alle wesentlichen Theile angelegt sind. Wir haben schon gesehen, dass der im inneren animalen Bläschen befindliche ovale Fruchthof von Anfang an in eine hellere Peripherie *a* und ein dunkleres Centrum *b* geschieden ist; letztere trägt an einer Seite eine zapfenartige Verlängerung *c*, welche bald über den Rand der hellen Peripherie in die Keimblase hinaus sich verlängert. In der Längsachse des dunkleren Centrums erscheint alsbald die Primitivrinne *d* als blasser, oben rund endigender unten im Zapfen sich verlierender Streifen. Das dunkle Centrum des Fruchthofes ist selbst die Embryonalanlage, stellt die Visceralplatten dar, welche hier demnach vor der Primitivrinne entstehen. Die Bedeutung der zapfenförmigen Verlängerung derselben am hinteren Ende wird erst später zur Sprache kommen. Rasch schliesst sich nun die Rinne, unter Entwicklung von Nervensubstanz an ihren Wänden, das Medullar-



rohr scheidet sich in Rückenmark und Gehirnblase, es erscheint die Chorda mit den Wirbelplättchen in ganz analoger Weise, wie bei den übrigen Säugethieren. Während daher diese Bildungen an sich nichts wesentlich Abweichendes haben, besteht ihre Eigenthümlichkeit darin, dass ihre relative Lage und Anordnung zum Ei die umgekehrte wie bei den vorher betrachteten Repräsentanten der Säugethiereier ist. Diese Umkehrung, welche der beifolgende schematische Querschnitt erläutert, ist die nothwendige Consequenz der umgekehrten Lage der Keimblätter. Die Visceralplatten *a a* sind auch hier eine Verdickung des animalen Blattes *A*, ragen aber nach innen, nicht nach aussen über die Ebene der Keimblase hervor; ebenso sieht die Höhlung der Primitivrinne *b* in das Innere des animalen Bläschens, die *chorda dorsalis c* entwickelt sich über, nicht unter ihr. Kurz, der Embryo wendet seine Rückenfläche nach innen, während seine vom vegetativen Blatt *V* überkleidete Bauchseite frei nach aussen sieht.

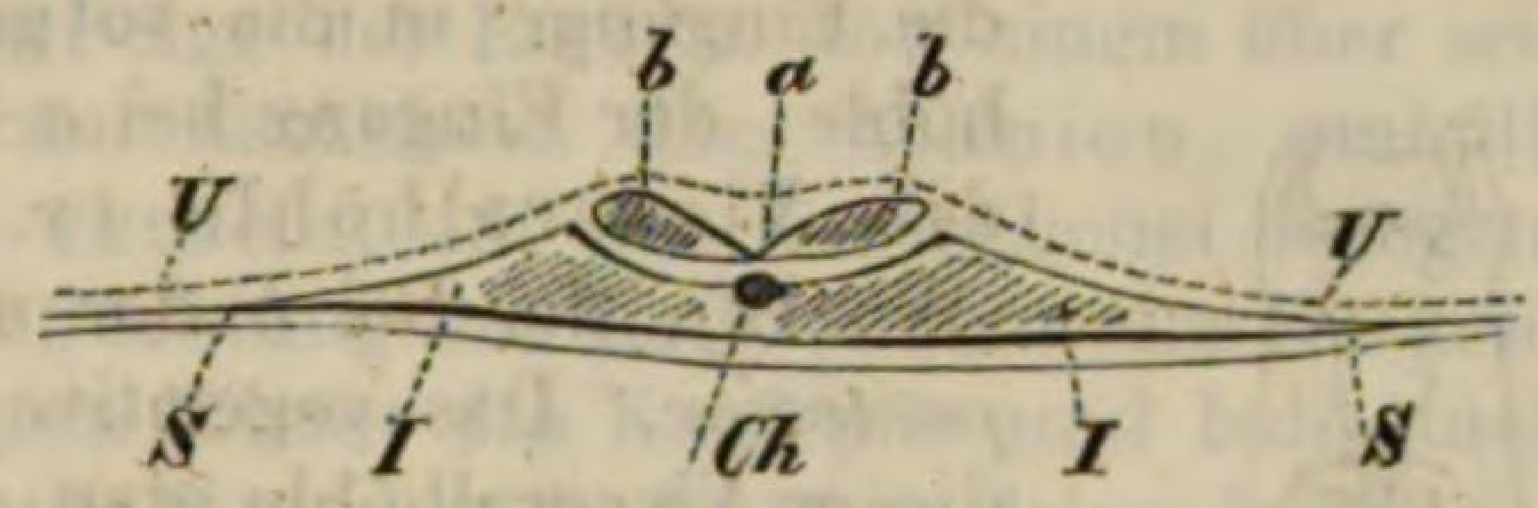


In der bisher erörterten Entwicklungsepoche begegnen wir zum ersten Male dem menschlichen Ei, wenn auch bis jetzt erst in einem einzigen Beispiele. Allen Thompson[2] glückte es, ein etwa 14 Tage altes Eichen im Uterus einer Frau zu finden, welches erst in den beschriebenen frühsten Anfängen der Embryonalbildung sich befand, durch seine Beschaffenheit aber unzweifelhaft lehrt, dass die vorhergegangenen noch nicht direct beobachteten vorbereitenden Umgestaltungen in ganz analoger Weise wie beim Hunde- oder Kaninchenei verlaufen sein müssen. Dieses Eichen (Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 2) hatte 3‴ im Durchmesser, bestand aus einer mit kleinen kurzen Zotten dicht besetzten äusseren Eihaut, und einer darin eingeschlossenen Keimblase, an welcher freilich die jedenfalls vorhandenen beiden Blätter von Allen Thompson nicht direct nachgewiesen worden sind. An einer Stelle der Keimblase zeigte sich der Embryo, welcher, so viel sich aus der etwas unvollkommenen Originalzeichnung entnehmen lässt, aus den Visceralplatten und der an ihrem vorderen Ende bereits zu zwei Gehirnblasen erweiterten Primitivrinne (oder Röhre?) bestand. Besser untersucht und instructiver ist ein zweites von Allen Thompson gefundenes menschliches Eichen, welches aber erstens älter, und zweitens, wie das Missverhältniss zwischen äusserer Eihaut und Keimblase lehrt, offenbar theilweise verkümmert und abnorm entwickelt ist. Dieses zeigt auf das Deutlichste die Primitivrinne mit ihren Gehirnerweiterungen (s. Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 3).



[1] Wir sind in der vorstehenden Beschreibung und Deutung der ersten Embryonalanlage ausschliesslich den Darstellungen Bischoff's gefolgt; können aber nicht unerwähnt lassen, dass Reichert, wie in der Deutung der Keimblätter, auch in Bezug auf die ersten Embryonalgebilde wesentlich von Bischoff und v. Baer abweicht. Wir deuten dieselben aus den früher erwähnten Gründen nur an, unter Beifügung eines schematischen Querschnittes. Unter der Umhüllungshaut *U U* entsteht nach Reichert die

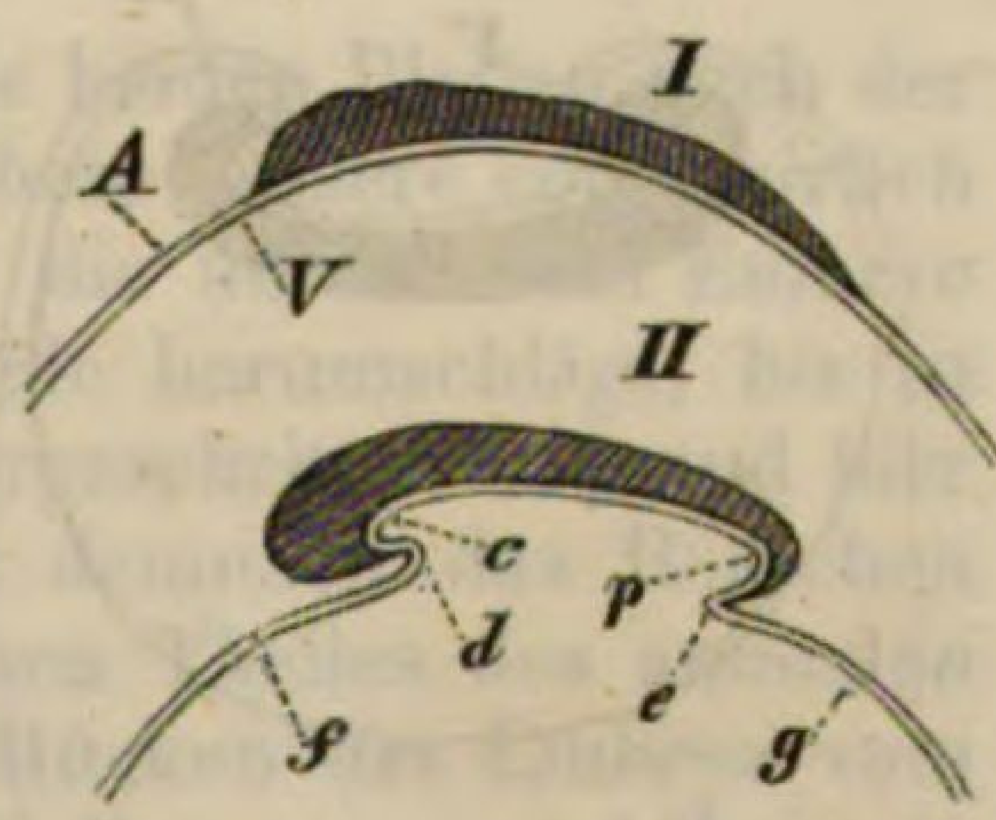
Primitivrinne *a* dadurch, dass sich zwei parallele, durch eine Furche getrennte längliche Massen *bb* entwickeln. Diese länglichen Massen sind aber nach ihm nicht die Visceralplatten, d. h. nicht die Anlage der Rumpfwände, sondern die Urhälften des Centralnervensystems selbst, welche sich in Form zweier membranartiger Zellenschichten unter der Umhüllungshaut anlagern, bald darauf erscheint unter dem Boden der Rinne die *chorda dorsalis Ch.* Die beiden Urhälften des Centralnervensystems beginnen nun sich nach oben gegeneinander zu neigen, bilden dadurch eine tiefe Furche zwischen sich, REICHERT's Rückenfurche, und schliessen sich endlich über der Rinne, so dass die Furche in einen Kanal verwandelt wird, zur Röhre



(Medullarrohr). Während dies geschieht, sondert sich im Umkreis des Fruchthofes das zweite Keimblatt, die *membrana intermedia* REICHERT's *II*, aus welcher zunächst die Urplatten des Wirbelsystems zu beiden Seiten der Chorda und sodann die Anlagen des Hautsystems auf beiden Seiten nach aussen von den Wirbelplatten entstehen. Zuletzt sondert sich endlich unter der *membrana intermedia* REICHERT's drittes Keimblatt, die Schleimhaut *SS* ab, aus welcher später die Schleimhaut des Darmsystems hervorgeht. In Betreff des näheren Details dieses REICHERT'schen Schema's für die ersten Phasen der Embryonalentwicklung, welches in der angedeuteten Gestalt zunächst auf das Vogelei sich bezieht, müssen wir auf die oben citirten Originalarbeiten verweisen. — [2] ALLEN THOMPSON, *Edinburgh med. and surg. Journ.* 1839, Vol. LII.

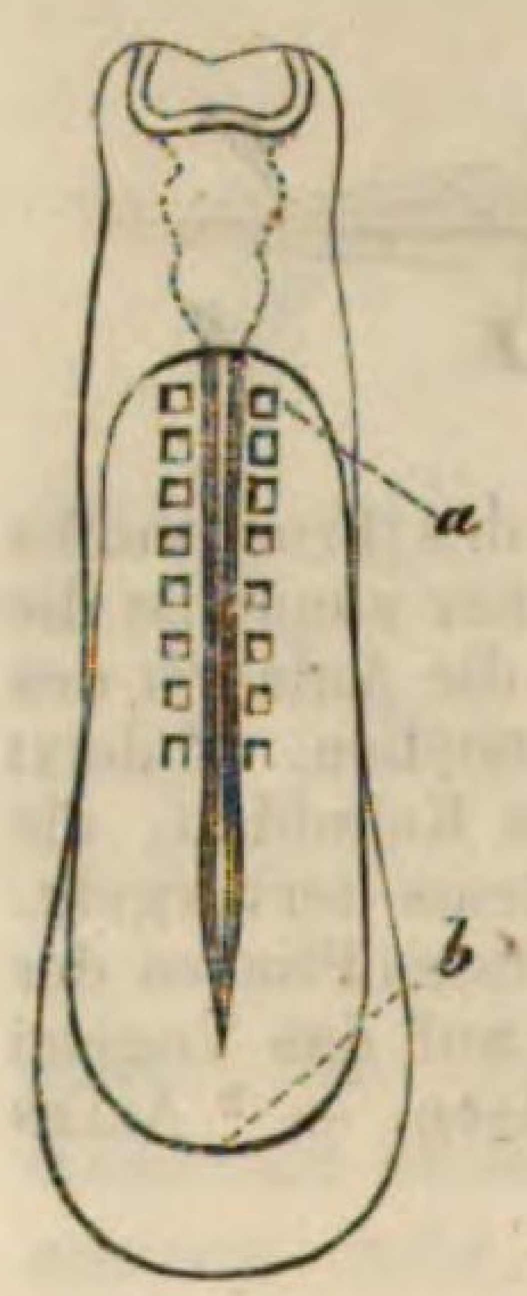
§. 304.

Bildung der Rumpfhöhle und des Amnion. Wir haben den Säugethierembryo als flache sohlenförmige Verdickung des animalen Blattes der Keimblase verlassen. Die nächste wichtige Veränderung ist **seine Abschnürung von der Keimblase** und die dadurch vermittelte Bildung einer Rumpfhöhle, **Visceralhöhle**. Es erfolgt diese Abschnürung dadurch, dass die Ränder der Visceralplatten sich nach der Bauchseite der Embryonalanlage umbiegen, unterhalb gegeneinander neigen und mit einander verwachsen, und zwar zunächst am vorderen und hinteren Ende, später auch an den Seiten, wie beifolgende schematische Längsdurchschnitte des Kanincheneies erläutern. Während vorher, wie *Fig.* I andeutet, das durch die Hirnblasen bezeichnete Kopfende *a* sowohl als das Schwanzende *b* unmittelbar in die Ebene des peripherischen Theiles der Keimblase übergehen, der Durchschnitt des vegetativen

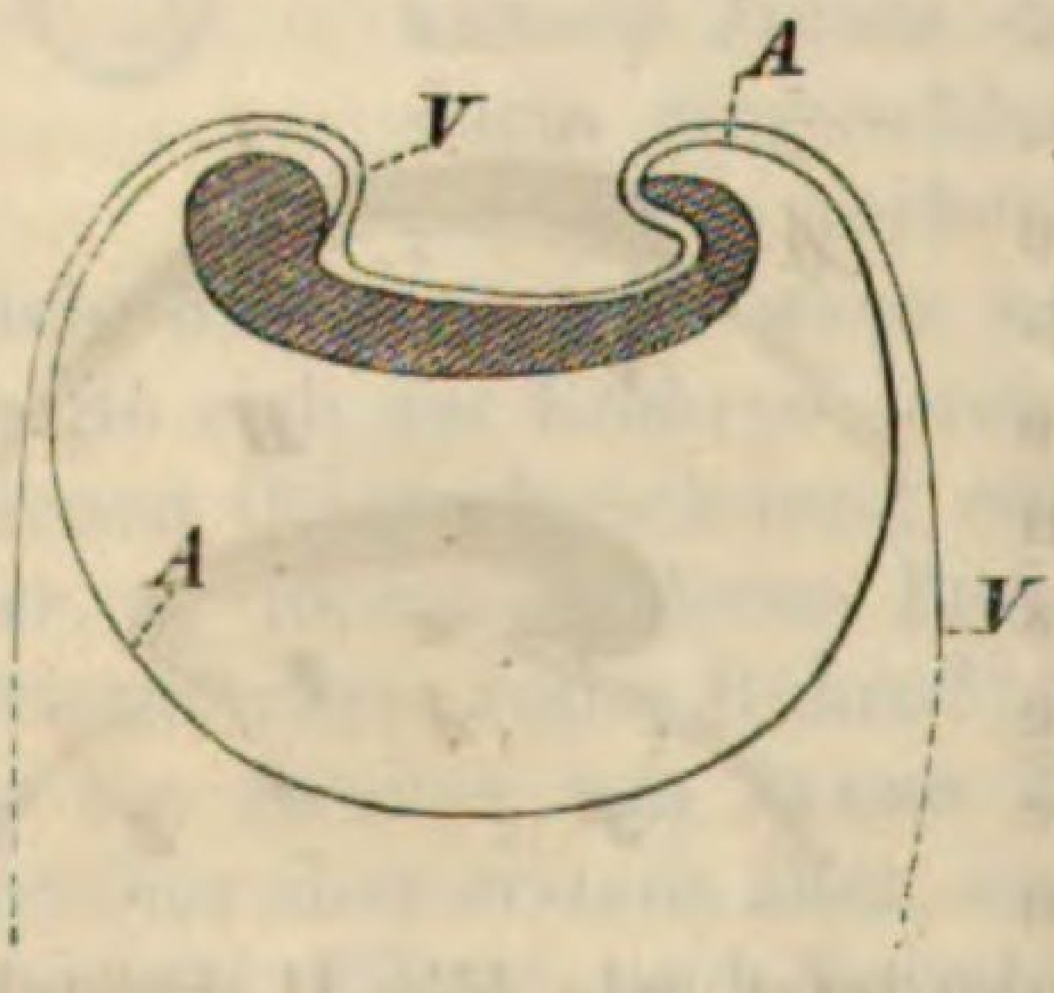


Blattes einen Kreisabschnitt bildet, findet man jetzt, wie *Fig.* II darstellt, beide Körperenden über die Ebene der Keimblase hervorragend, gleichsam über dieselbe hinweggeschoben, so dass die Uebergangsstellen beider Enden in die Keimblase **unter** dem Embryo sich befinden und nach der Mitte zu eingerückt erscheinen. Hierdurch wird unter dem Kopfende des Embryos eine sackförmige Höhlung *c* gebildet, eine gleiche, aber weniger tiefe, *p*, unter dem Schwanzende. Betrachtet man jetzt den Embryo von der Bauchseite, so gleicht er einem Schuhe, dessen Sohle,

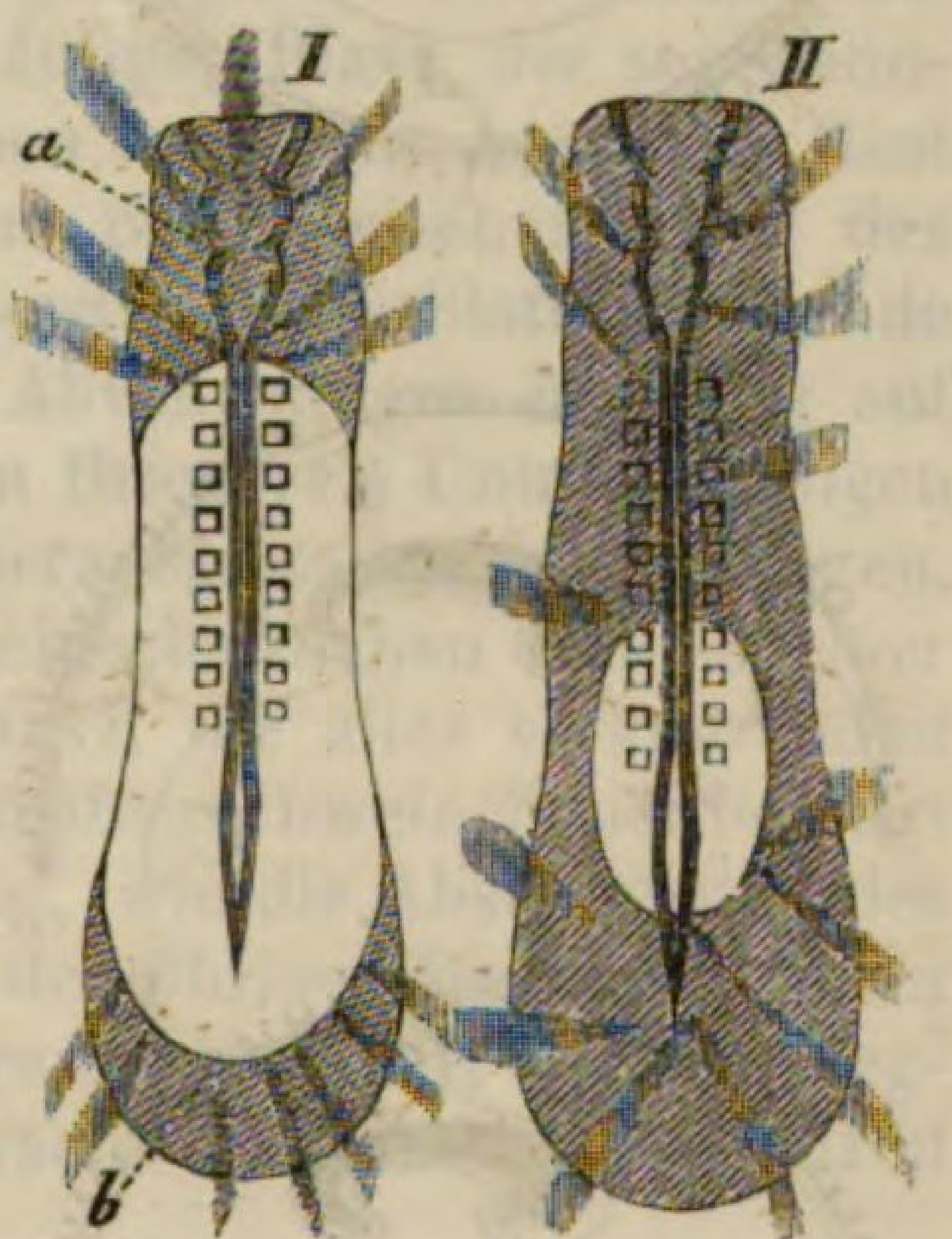
die Unterseite der Rückenwand, nur in dem mittleren Theile zwischen *a* und *b* frei sichtbar ist, während am vorderen und hinteren Ende eine durch die Umbiegung gebildete Vorderwand (vorn mit einem Theil der vordersten Hirnzelle) dem Auge sich darstellt. Bei *a* und *b* befinden sich die Eingänge in die so gebildeten Anfänge der Visceralhöhle; der Eingang bei *a* heisst der obere Eingang in die Visceralhöhle (v. BAER) oder *fovea cardiaca* (WOLFF), der bei *b* der untere Eingang oder *foveola posterior*. Das vegetative Blatt tapeziert die Innenfläche dieser Visceralhöhle glatt aus und geht rings an den Rändern der Einschnürung in den peripherischen Theil der Keimblase continuirlich über. Betrachtet man den Embryo, wie in der letzten Figur, von der Bauchseite, so erscheint weder der Kopftheil, noch der Schwanztheil frei, sondern, wie obiger Durchschnitt *Fig.* II lehrt, ersterer von der Einschnürungsstelle *d*, letzterer von *e* an von den Abschnitten *df* und *eg* der Keimblase bedeckt. Man hat, ohne dass diese Parthien der Keimblase bestimmt abgegränzt wären, dieselben als Kopf- und Schwanzkappe bezeichnet.



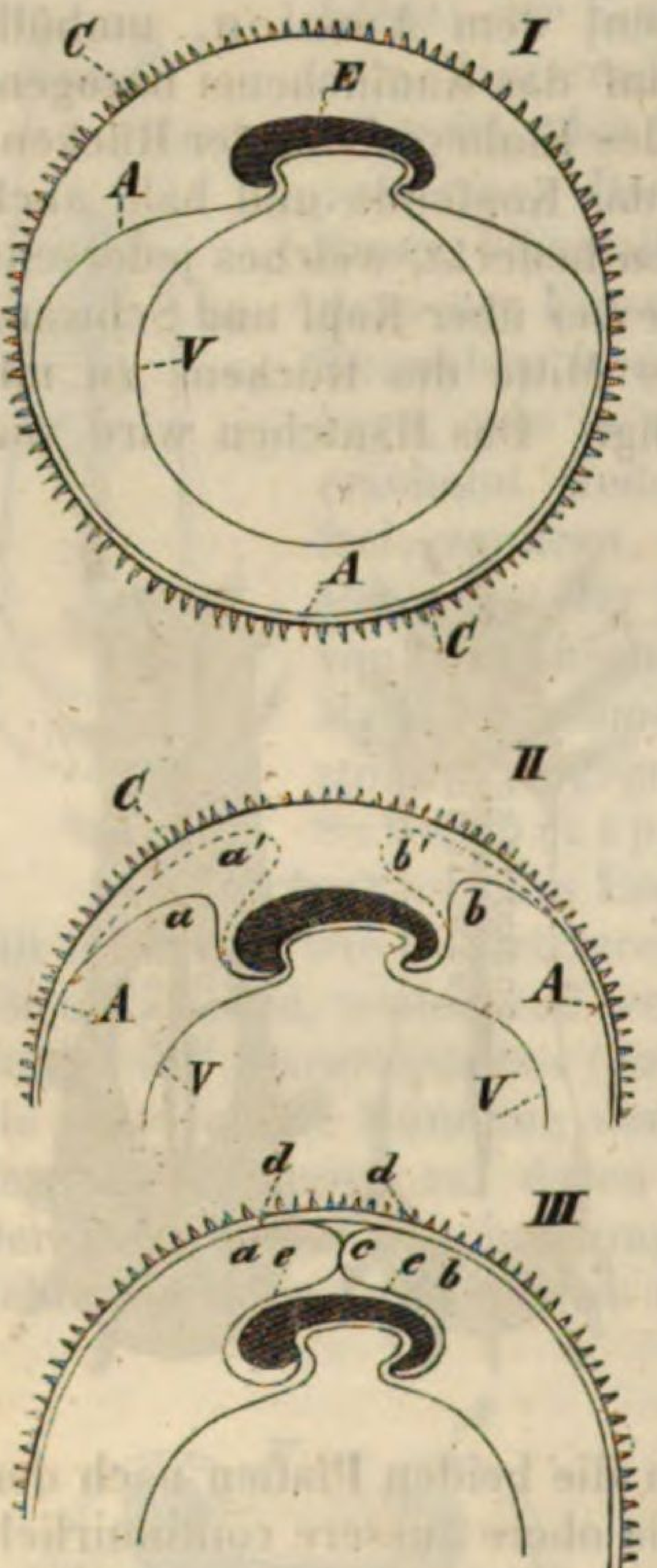
Die Abschnürung des Embryo von der Keimblase schreitet, während mit ersterem, wie mit letzterer wesentliche anderweitige Veränderungen vor sich gehen, weiter und weiter fort, es krümmen sich auch die Seitenränder der Visceralplatten (Bauchplatten) um, und reduciren so endlich die weite offene Mündung der Visceralhöhle zu einer kleinen Oeffnung, der Nabelöffnung, auf deren Verhalten wir wiederholt zurückkommen. Der Vorgang der Abschnürung ist bei allen Säugethiereiern im Wesentlichen derselbe, und ebenso offenbar beim Menschen, wie zur Evidenz aus einigen seltenen Exemplaren von Eiern der ersten Entwicklungsepoche hervorgeht (vergl. namentlich ECKER, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 5, welche ein Ei aus der dritten Schwangerschaftswoche darstellt). Zeit des Beginnes und Geschwindigkeit des in Rede stehenden Vorganges sind natürlich ausserordentlich verschieden, es würde uns jedoch zu weit führen, auf diese zeitlichen Verhältnisse specieller einzugehen. Ganz besonders auffallend zeitig beginnt die Abschnürung des Embryos im Rehei, bei welchem sie unmittelbar nach der Anlage der Visceralplatten einzutreten scheint. Beim Meerschweinchenei ist das Verhalten des Embryos an sich bei der Abschnürung ganz das nämliche, wie bei allen übrigen, aber das Lagenverhältniss der Rumpfhöhle zum Ei nothwendig umgekehrt; da die Bauchseite des Embryos frei nach aussen sieht, muss auch, wie der beistehende Längsdurchschnitt lehrt, die Rumpfhöhle nach aussen sich öffnen.



Unmittelbar nachdem der Embryo seine Rumpfhöhle zu bilden begonnen hat, geht mit dem peripherischen Theile des animalen Blattes der Keimblase bei allen Säugethiereiern (mit Ausnahme des Meerschweincheneies) eine wichtige, zuerst von v. BAER richtig erkannte Umgestaltung vor sich, in deren Folge der Embryo von einem über seinem Rücken geschlossenen zarten Säckchen, dem Amnion, umhüllt wird. Die Erscheinungen sind, zunächst auf das Kaninchenei bezogen, folgende. Man findet bei der Betrachtung des Embryos von der Rückenfläche nach Eröffnung der äusseren Eihaut das Kopfende und bald auch das Schwanzende von einem zarten Häutchen bedeckt, welches jederseits von dem peripherischen Theil der Keimblase her über Kopf und Schwanz des Embryos geschoben ist, und nach der Mitte des Rückens zu mit einem freien halbmondförmigen Rande endigt. Das Häutchen wird von beiden Seiten her immer weiter über den Rücken nach der Mitte zu geschoben, so dass bald nur noch eine kleine ovale Parthie des Rückens frei ist, endlich schliesst sich auch diese und von nun an steckt der Embryo in einem zunächst seiner Rückenfläche dicht anliegenden Säckchen, welches auf seiner Bauchseite rings an den Rändern der Visceralplatten unmittelbar in dieselben übergeht. Eine genauere Untersuchung eines solchen über das Kopf- oder Schwanzende geschobenen Häutchens in dem Stadium, wie es *a* oder *b Fig.* I darstellt, lehrt, dass dasselbe nicht einfach ist, sondern aus zwei Platten besteht, welche an dem inneren freien Rande ineinander übergehen. Verfolgt man die beiden Platten nach der Peripherie zu weiter, so findet man, dass die obere äussere continuirlich in das animale Blatt der Keimblase übergeht, die untere dem Embryo anliegende sich um das Kopf- oder Schwanzende herumschlägt, bis zu der Stelle, bis zu welcher die Abschnürung vorgeschritten ist, und hier in die Visceralplatten selbst übergeht. Es ist demnach das Häutchen nichts Anderes als eine Falte des peripherischen Theiles des animalen Blattes der Keimblase, welche sich über den Rücken des Embryo vom Kopf- oder Schwanzende aus hinwegschiebt. Bedingungen und Hergang dieser Amnionbildung lassen sich am einfachsten an schematischen Durchschnitten, wie umstehend folgt, erläutern. Die Bedingung der Amnionbildung besteht darin, dass sich der peripherische Theil des animalen Blattes *A* der Keimblase, welcher bisher dem inneren vegetativen Blatt *V* allenthalben innig anlag, von demselben abhebt und ringsum der äusseren Eihaut *C* anlegt, um mit dieser zu einer einzigen Hülle zu verschmelzen. Wie *Fig.* I zeigt, beginnt diese Loslösung des animalen vom vegetativen Blatt zunächst an der

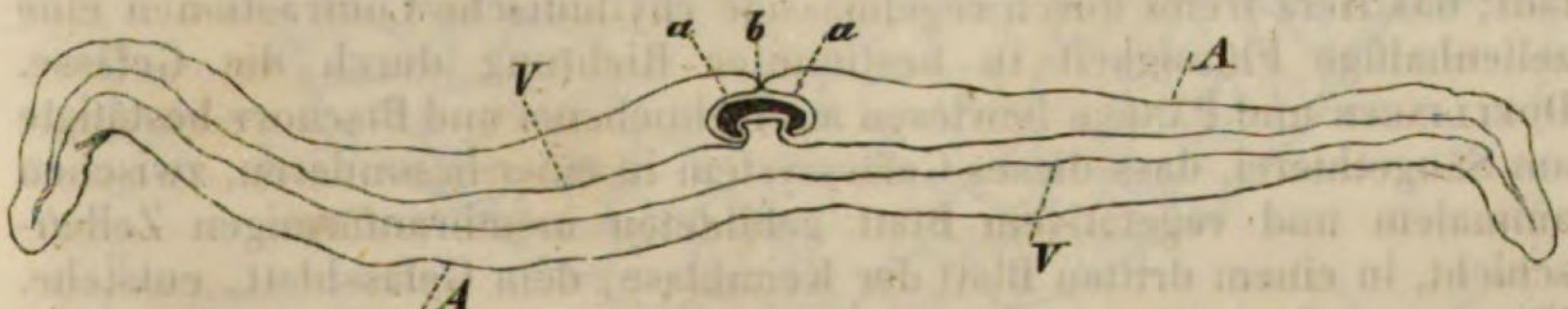


dem Embryo diametral gegenüberliegenden Stelle, und schreitet von hier aus nach allen Seiten gegen den Embryo E fort. Hier kann die Trennung beider Blätter und die Verwachsung des animalen mit der äusseren Eihaut nicht ohne Weiteres fortgesetzt werden, da ja der Embryo selbst nur eine Verdickung des animalen Blattes ist. Damit daher auch der über dem Rücken des Embryos befindliche Abschnitt der äusseren Haut von dem animalen Blatte austapeziert werden kann, muss dessen peripherischer Theil so weit ausgedehnt werden, dass er auch für diesen Abschnitt mit ausreicht. Zu diesem Behuf erheben sich die zunächst an das Kopf- und Schwanzende des Embryos gränzenden Parthien des animalen Blattes (später auch die an die Seitenränder gränzenden), wie *Fig.* II lehrt, in Form zweier Falten a und b, welche sich von vorn und hinten her über den Embryo nach der Mitte seines Rückens zu einander entgegenschieben (a' b') und endlich, wie in *Fig.* III dargestellt ist, in der Mitte des Weges bei c zusammenstossen. An der Berührungsstelle verwachsen die Ränder der Falten miteinander, indem die oberen Platten beider dd und ebenso die unteren Platten ee zu einem Ganzen verschmelzen; hierauf trennen sich bei c die verwachsenen oberen von den verwachsenen unteren, erstere legen sich an die äussere Eihaut, letztere stellen das über dem Embryo geschlossene Säckchen des Amnion oder Schafhäutchen dar. Das ursprünglich eine einfache sphärische Blase darstellende animale Blatt ist von nun an in zwei völlig getrennte Abtheilungen zerlegt; die eine besteht aus dem Embryo und der zum Amnion geschlossenen nächstangränzenden Parthie des peripherischen Theils, die zweite aus dem übrigen peripherischen Theil bestehende Hälfte hat ringsum die Innenfläche der äusseren Eihaut (der ausgedehnten Zona) überkleidet und ist mit ihr verschmolzen. Diese zweite Abtheilung des animalen Blattes hat den Namen der serösen Hülle erhalten, die durch Verschmelzung der ursprünglich mit Zotten besetzten äusseren Eihaut mit der serösen Hülle gebildete Begränzungshaut des Eies führt von jetzt an den Namen Chorion oder Lederhaut. Dass nicht, wie Reichert meint, das Chorion blos von der (nach ihm aus der sogenannten Umhüllungshaut entstehenden) serösen Hülle gebildet wird, während die äussere Eihaut, die ursprüngliche Zona,



sich auflöst, geht bestimmt aus dem Umstande hervor, dass die dem späteren Chorion angehörigen Zotten zunächst auf der äusseren Eihaut durch Ablagerung von aussen zu einer Zeit wachsen, wo von der Trennung des animalen Blattes in Amnion und seröse Hülle noch keine Rede, noch nicht einmal der Embryo angelegt ist.[1]

Das Hundeei verhält sich in Bezug auf die Trennung des animalen Blattes in Amnion und seröse Hülle, sowie in Bezug auf die Entstehung und Zusammensetzung des Chorion dem Kaninchenei vollkommen gleich, ebenso die Eier der meisten übrigen Säugethiere und jedenfalls auch das menschliche Ei, obwohl hier der Process der Amnionbildung bis jetzt noch nicht direct beobachtet wurde. Nicht überall aber bleibt im weiteren Verlauf der Entwicklung das Chorion auf die genannten zwei ursprünglichen Bestandtheile beschränkt; wir werden später sehen, dass mit seiner Innenfläche in grösserer oder geringerer Ausdehnung die Wand einer vom Embryo aus entwickelten häutigen Blase, der sogenannten Allantois, verschmilzt; bei dem Kaninchen verwächst sogar der Rest der ursprünglichen Keimblase (die aus dem peripherischen Theil des vegetativen Blattes und dem neu hinzukommenden Gefässblatt bestehende Nabelblase) mit dem Chorion. Wesentliche Abweichungen in Bezug auf Amnion- und Chorionbildung haben dagegen Bischoff's Untersuchungen am Rehei und am Meerschweinchenei herausgestellt, Abweichungen, welche theils durch den beiden Eiern gemeinschaftlichen Mangel einer äusseren Eihaut um die Keimblase, theils durch die alles verkehrenden verkehrten Verhältnisse der Keimblätter beim Meerschweinchenei bedingt sind. Bei dem Rehei tritt die Amnionbildung, wie die Abschnürung des Embryo, sehr zeitig ein, indem sich, wie bei den übrigen Eiern, Falten *aa* des langen schlauchförmigen animalen Blattes *A* über den Embryo wegschieben und an der Berührungsstelle *b* verwachsen, während der ganzen



Keimblase entlang das zur serösen Hülle gewordene animale Blatt sich von dem vegetativen *V* so weit abhebt, dass letzteres nur noch einen dünnen Achsenschlauch darstellt. Die seröse Hülle stellt jetzt beim Rehei allein das Chorion dar, da keine äussere Eihaut vorhanden ist; später löst sich aber sogar auch die seröse Hülle auf und das Chorion besteht zuletzt nur aus der später hinzukommenden Allantois. Beim Meerschweinchenei fällt die Trennung des animalen Blattes in seröse Hülle und Amnion gänzlich weg. Die Umhüllung des Embryo mit einem Amnion ist dadurch erledigt, dass das bläschenförmige animale Blatt, wie die Figur pag. 1386 lehrt, von Anfang an über dem Rücken des Embryo geschlossen ist, und somit das Amnion vertritt; da ferner das

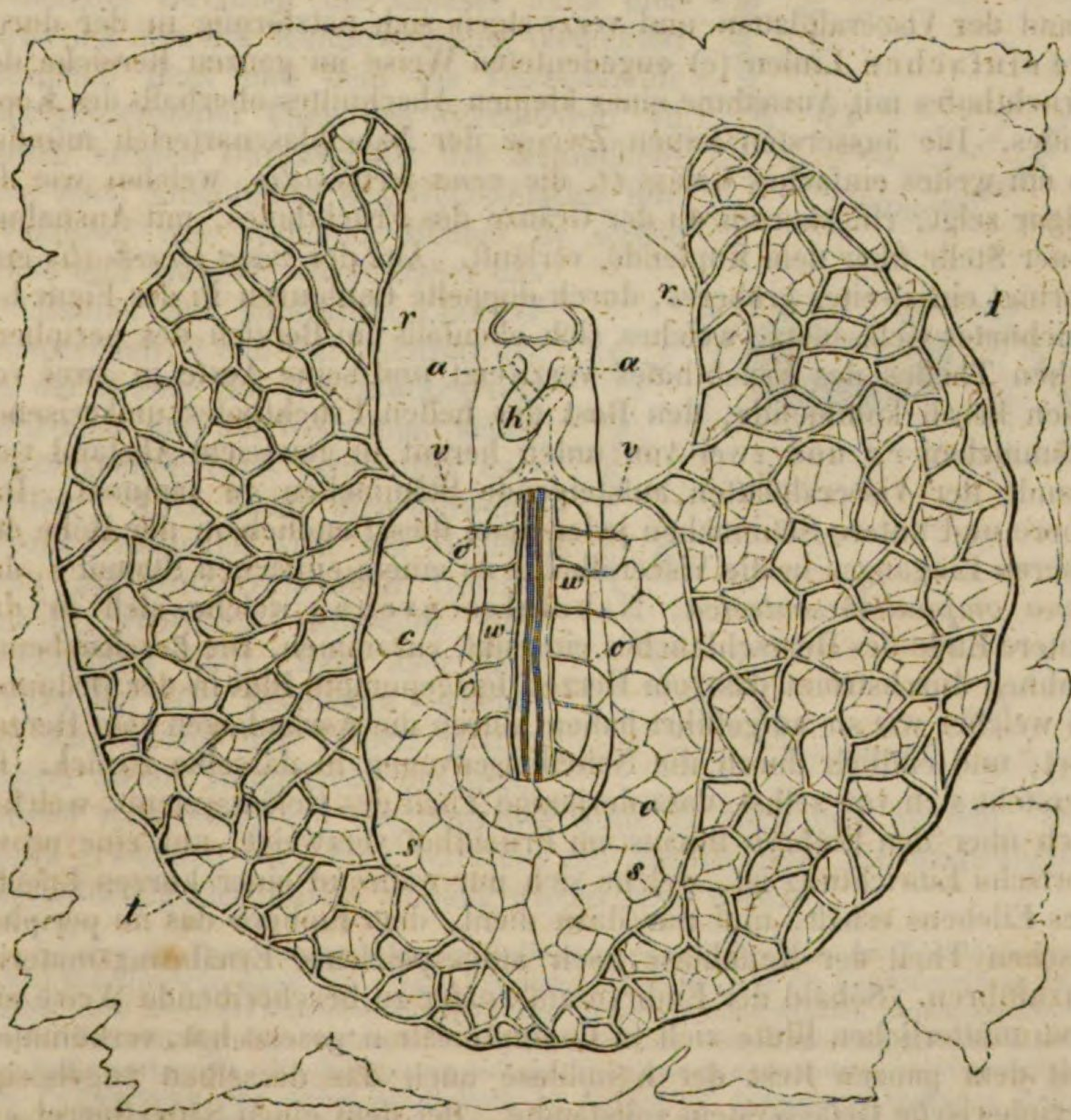
animale Bläschen innerhalb des vegetativen liegt, kann es unmöglich zur Bildung einer serösen Hülle, als eines Theiles der äusseren Eiumhüllung, verwendet werden. Das Chorion, wenn wir mit diesem Namen ganz allgemein die äusserste Eihülle bezeichnen wollen, wird demnach beim Meerschweinchenei, da ebenfalls eine aus der Zona gebildete äussere Eihaut fehlt, nur durch die zu äusserst liegende vegetative Blase repräsentirt; später schwindet auch diese, und als Chorion kann dann nur das unterdessen an ihrer Innenseite angelegte Gefässblatt bezeichnet werden. Auf diese späteren Veränderungen kommen wir alsbald zurück. Es ist kaum nöthig, abermals auf das Interesse, welches diese abweichenden Verhältnisse der zuletzt betrachteten Eier bieten, aufmerksam zu machen.

[1] Vergl. BISCHOFF, *Kaninchenei*, pag. 114, *Hundeei*, pag. 87, und REICHERT, *Beiträge zur Kenntniss etc.* Im Grunde kommt, wie BISCHOFF mit Recht bemerkt, nicht viel darauf an, ob die seröse Hülle mit der Zona verwächst und so beide zusammen das Chorion bilden, oder ob, während die seröse Hülle als solche vom animalen Blatt sich scheidet und an die Zona anlegt, diese sich auflöst, wie sie es beim Rehei und Meerschweinchenei in Wirklichkeit und zwar in weit früheren Stadien thut.

§. 305.

Bildung des Gefässblattes und Gefässsystemes. Ungefähr um die Zeit, wo die Amnionfalten sich über die beiden Enden des Embryos hinwegzuschieben beginnen, erscheint plötzlich ein Herz und ein von demselben ausgehendes Gefässbahnensystem, welches nicht blos innerhalb der Embryonalanlage sich verbreitert, sondern sich auch über den ganzen vom Fruchthof umgränzten Theil der peripherischen Keimblase verzweigt. Unmittelbar nach der Anlage des Herzens in seiner einfachen Urform und der Gefässbahnen zeigt sich auch schon ein Kreislauf; das Herz treibt durch regelmässige rhythmische Contractionen eine zellenhaltige Flüssigkeit in bestimmter Richtung durch die Gefässe. DOELLINGER und PANDER bewiesen am Hühnchenei und BISCHOFF bestätigte am Säugethierei, dass dieses Gefässsystem in einer besonderen, zwischen animalem und vegetativem Blatt gebildeten membranförmigen Zellenschicht, in einem dritten Blatt der Keimblase, dem Gefässblatt, entstehe. Wir legen der näheren Beschreibung wiederum das Kaninchenei zu Grunde. Vor der Erscheinung des Gefässsystemes, während der Embryo sich gestaltet, die Primitivrinne sich schliesst u. s. w., verändert der Fruchthof Gestalt und Ansehen. Wir haben ihn zuletzt als eine birnförmige Verdickung der Keimblase mit einer durch ungleiche Anhäufung der Zellen im animalen Blatt bewirkten Trennung in einen dunklen Rand und ein lichtes Centrum beschrieben; das helle Centrum umgab ringsum als gleich breiter lichter Saum die ebenfalls birnförmige Embryonalanlage. Während nun letztere sich weiter entwickelt, breitet sich der Fruchthof weiter und weiter aus, so dass er bald die ganze Hälfte der Keimblase einnimmt, während er zugleich wieder eine runde Form annimmt. Dabei ändert sich aber auch das Verhältniss zwischen

lichtem Centrum und heller Peripherie; durch zunehmende Verdickung nimmt zunächst fast der ganze Fruchthof bis auf einen schmalen Saum um den Embryo ein dunkles Ansehen an, und später reducirt sich der helle Theil auf einen verhältnissmässig kleinen halbmondförmigen Hof um das Kopfende des Embryos. Es scheint diese Verdunklung des Fruchthofes von der Anlage einer zum Gefässblatt bestimmten Zellenschicht herzurühren. Jetzt erscheint Herz und Gefässsystem, und zwar beide gleichzeitig, in folgender Lage und Anordnung. Schneidet man



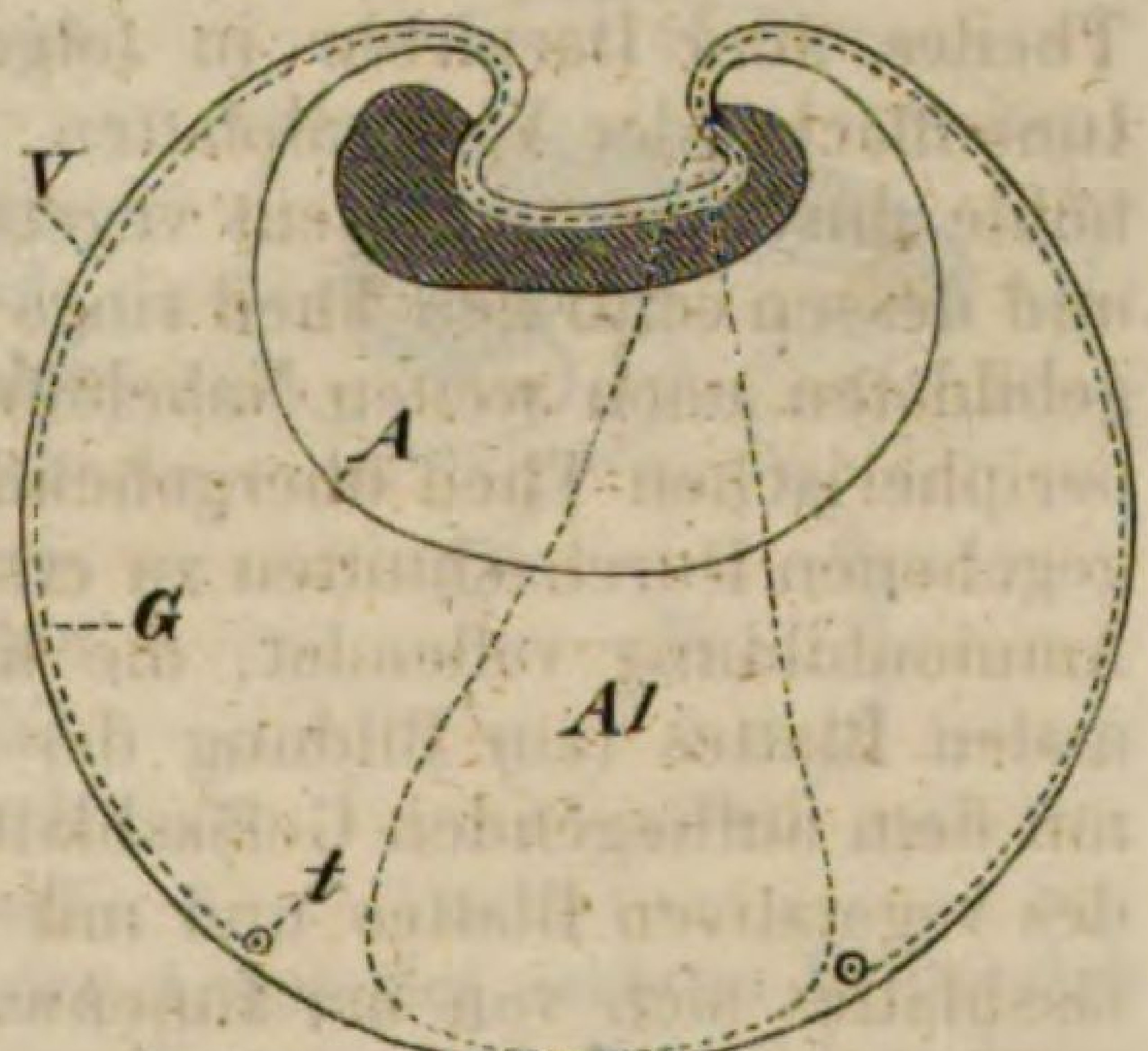
den vom Fruchthof eingenommenen Theil der Keimblase aus und betrachtet ihn von innen, den Embryo also von der Bauchseite her, so zeigt sich das Herz als ein einfacher, Anfangs gerader, bald sich Sförmig biegender Schlauch *h* an der durch die Abschnürung gebildeten vorderen (Brust-) Wand des Kopfendes. Das obere Ende des Herzschlauches versteckt sich unter der umgebogenen vordersten Hirnzelle, spaltet sich hier in zwei divergirende Schenkel, die Aortenbogen, welche bogenförmig nach der Rückenwand umbiegen, und hier zu einem kurzen einfachen

Stamm, der Aorta, sich vereinigen. Da diese Aortenbogen und die Aorta bei der gezeichneten Lage des Embryo auf dem Rücken hinter dem Herzen im Grunde der *fovea cardiaca* liegen, sind sie in der Figur nur durch die punktirten Linien *aa* angedeutet. Nach kurzem Verlauf spaltet sich die Aorta wieder in zwei Stämme, die beiden Wirbelarterien *ww*, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule an der inneren Seite des Rückens bis zum Schwanzende des Embryos herablaufen. Von ihnen gehen unter rechtem Winkel zahlreiche Aeste *oo*, *arteriae omphalomesentericae*, Nabelblasenarterien, jederseits nach aussen ab, überschreiten den Rand der Visceralplatten und verzweigen sich netzförmig in der durch die einfachen Linien (*c*) angedeuteten Weise im ganzen Bereiche des Fruchthofes mit Ausnahme eines kleinen Abschnittes oberhalb des Kopfendes. Die äussersten feinen Zweige der Nabelblasenarterien münden in ein weites einfaches Gefäss *tt*, die *vena terminalis*, welche, wie die Figur zeigt, ringsherum an der Gränze des Fruchthofes, mit Ausnahme jener Stelle über dem Kopfende, verläuft. Aus der *vena terminalis* entspringt ein zweites gröberes, durch doppelte Contouren in der Figur bezeichnetes Gefässnetz, welches sich ebenfalls im Bereich des peripherischen Theiles des Fruchthofes verzweigt und seine Aeste in zwei von oben herab kommende, den Rest des hellen Fruchthofes umkreisende Stämmchen *rr* und zwei von unten herauf in gewissem Abstand vom Rande der Visceralplatten aufsteigende Stämmchen *ss* sammelt. Das obere und untere Stämmchen jeder Seite fliesst endlich in der Höhe des oberen Einganges in die Visceralhöhle zu einem einfachen Stamm *v*, der *vena omphalomesenterica*, Nabelblasenvene, welche sich in das untere Ende des Herzschlauches einsenkt, zusammen. Die beschriebenen Bahnen durchströmt das vom Herzen fortgepumpte Blut in der Ordnung, in welcher wir sie aufgeführt haben, durch die Aortenbogen vom Herzen fort, und endlich durch die Nabelblasenvenen in dasselbe zurück. Es versteht sich von selbst, dass derjenige Theil des Gefässsystems, welcher sich über den Embryo hinaus im Fruchthof verzweigt, nur eine provisorische Einrichtung ist, welche sich nur während einer kurzen Epoche des Eilebens erhält, und nur dazu dient, dem Embryo das im peripherischen Theil der Keimblase noch aufgespeicherte Ernährungsmaterial zuzuführen. Sobald der Embryo auf später zu beschreibende Weise mit dem mütterlichen Blute sich in Communication gesetzt hat, verkümmert mit dem ganzen Rest der Keimblase auch das derselben angehörige peripherische Gefässsystem vollständig. Bei dem einen Säugethierei geschieht dies früher, bei dem anderen später. Auffallend zeitig vergeht z. B. beim Rehei die Keimblase und das Nabelblasengefässsystem; letzteres scheint hier überhaupt nie so stark entwickelt zu sein, wie beim Kaninchen- oder Hundeei, Bischoff sah nur einige wenige Gefässe, *vasa omphalomesenterica*, von der Keimblase in die Visceralhöhle eintreten.

Wie bereits erwähnt, haben Doellinger und Pander, später v. Baer und Bischoff mit Sicherheit erwiesen, dass das beschriebene erste Gefässsystem innerhalb einer besonderen membranartigen Zellenschicht, einem zwischen animalem und vegetativem Blatt im Bereich des Frucht-

hofes entwickelten dritten Blatt der Keimblase, einem Gefässblatt, entsteht und verläuft. Es lässt sich ausserhalb des Embryos dieses Gefässblatt von dem vegetativen Blatt, welchem es aufliegt, nachdem das animale zur serösen Hülle geworden ist, als continuirliche Membran abpräpariren. Dass auch innerhalb des Embryos eine solche gesonderte Schicht als Träger der Gefässe vorhanden, ist zwar nicht direct erwiesen, aber höchst wahrscheinlich. Jedenfalls verlaufen die Gefässe auch hier zwischen dem zur Rumpfwandung verdickten animalen Blatt und dem die Visceralhöhle austapezierenden Theil des vegetativen. In einem idealen Durchschnitt des Kanincheneies nach Ausbildung des Gefässblattes und Trennung des animalen Blattes in seröse Hülle und Amnion, würde daher das Gefässblatt der punktirten Linie *G* entsprechen, *t* den Durchschnitt der an der Gränze des Fruchthofes verlaufenden und das Gefässblatt selbst begränzenden *vena terminalis* darstellen. Auch beim Meerschweinchenei entwickelt sich ein Gefässblatt mit entsprechendem Gefässsystem zwischen animalem und vegetativem Blatt, liegt aber hier wegen der öfter berührten verkehrten Anordnung der beiden letzten Blätter an der Innenfläche des vegetativen Bläschens, wie die punktirte Linie *G* auch hier angiebt. Beiläufig erwähnen wir, dass während der Entwicklung die ursprünglich zapfenförmige Keimblase allmälig wieder rund wird.[1]





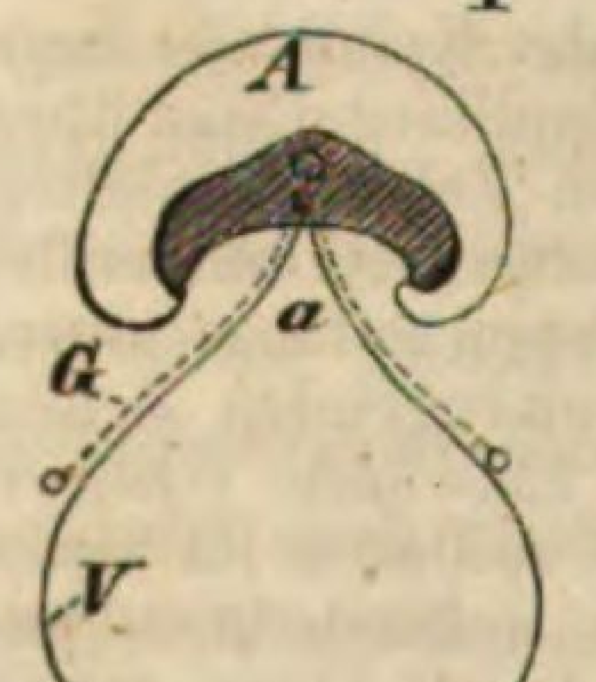
[1] Ueber die Entstehungsweise der Gefässe in dem Gefässblatt der Keimblase herrschen verschiedene Ansichten. Nach der einen sollen sie, wie die Capillargefässe überhaupt nach SCHWANN's Beobachtungen, aus einfachen embryonalen Zellen entstehen, welche sternförmig auswachsen und sich untereinander durch die entgegenkommenden Ausläufer verbinden. Nach REICHERT soll das Herz, wenn es zu pumpen anfängt, durch das fortgepresste Blut selbst die Bahnen in der locker zusammenhängenden Zellenschicht brechen. Gegen beide Ansichten lassen sich gewichtige Einwände erheben, gegen die erstere, dass die ersten Fruchthofgefässe keine wahren Capillaren im histiologischen Sinne, und das gleichzeitige plötzliche Erscheinen von Gefässbahnen und darin sich bewegenden massenhaften Zellen mit der SCHWANN'schen Entwicklung unvereinbar erscheint; gegen die REICHERT'sche Ansicht, dass nicht einzusehen ist, woher das Herz solche Blutmassen nehmen und wie es sie fassen sollte, mit denen es das weitverzweigte Netz erfüllte, und zweitens, dass auf diesem Wege unmöglich immer dieselben so regelmässig vertheilten arteriellen und venösen Bahnensysteme zu Stande kommen könnten. Höchst wahrscheinlich ist die von KOELLIKER vertretene Ansicht die richtigste, dass die ersten Blutgefässe des Fruchthofes in der gleichförmigen Zellenschicht des Gefässblattes dadurch entstehen, dass sich netzförmig verbundene Balken oder Stränge der Zellen von dazwischen liegenbleibenden Zelleninseln scheiden und ihre äussersten eine Rindenlage bildenden Zellen zu Gefässwänden verschmelzen, wäh-

rend die in den Achsen der Balken befindlichen Zellen, durch eine abgesonderte Flüssigkeit gelockert, sich unmittelbar in Blutzellen umwandeln. Für diese Ansicht spricht besonders die erste Erscheinung des Gefässsystems, wie sie oft und leicht beim Hühnchenei zu beobachten ist. Man sieht hier, wie mit einem Schlage, die vorher gleichförmige Zellenschicht in zahllose kleine discrete Inselchen getrennt und in den dazwischen bleibenden netzförmigen hellen Kanälen Zellen von ganz derselben Beschaffenheit, wie in den Inseln, als erste kernhaltige farblose Blutkörperchen schwimmen. Die Umwandlung dieser Embryonalzellen in die typischen gefärbten Blutkörperchen ist schon früher beiläufig beschrieben worden.

§. 306.

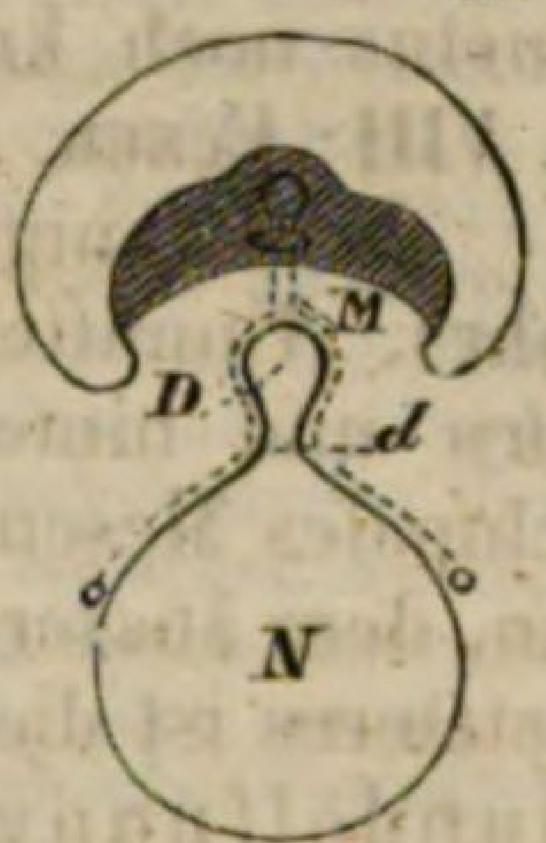
Bildung des Darmes und der Nabelblase. An allen bisher erörterten Bildungen hat das vegetative Blatt noch keinen thätigen Antheil genommen; es ist weder ein Organ des Embryo noch ein besonderer Eiapparat aus ihm entstanden. Seine Hauptbestimmung erfüllt es mit der Umbildung seines centralen, der Embryonalanlage angehörigen Theiles zum Darmrohr in folgender Weise. Bis jetzt haben wir die Innenfläche der Visceralplatten, die Wand der schuhförmigen Visceralhöhle durchweg von dem vegetativen Blatt glatt austapeziert gefunden, und dessen centralen Theil rings an den Rändern der durch Abschnürung gebildeten noch weiten Nabelöffnung unmittelbar in den blasenförmigen peripherischen Theil übergehend dargestellt, wie leicht aus den bisher gegebenen Durchschnitten zu ersehen ist. Ungefähr um die Zeit, wo die Amnionbildung vollendet, die Keimblase durch die Ablösung des animalen Blattes (zur Bildung der serösen Hülle) auf das vegetative Blatt mit dem aufliegenden Gefässblatt reducirt ist, beginnt der centrale Theil des vegetativen Blattes und mit ihm die entsprechende Parthie des Gefässblattes sich von der Innenwand der Visceralplatten gleichsam abzuschälen, und zwar von beiden Seitenrändern aus, bis sie endlich nur noch längs der Wirbelsäule an denselben festhaften. Indem sich die der rechten und der linken Seitenhälfte angehörigen Parthien beider Blätter bei dieser Ablösung gegeneinander neigen, so dass sie endlich längs der Wirbelsäule unter einem Winkel zusammenstossen, entsteht hier eine nach der Höhle der Keimblase zu offene Längsrinne, die **Darmrinne** (Wolff), *a* im beifolgenden durch die Mitte des Embryos gelegten Querschnitt *Fig.* I. Hierauf beginnen die Wände der Rinne, d. h. die zunächst an die Wirbelsäule gränzenden Parthien des Gefäss- und vegetativen Blattes sich gegeneinander zu neigen, und indem sie sich vom Kopf- und Schwanzende her über der Rinne wirklich schliessen, diese in eine Röhre, das **Darmrohr**, zu verwandeln. Dieses Darmrohr schliesst sich aber nicht in seiner ganzen Länge, wobei es sich von der Keimblase vollständig trennen müsste, sondern bleibt etwa in seiner Mitte durch einen mehr und mehr sich verengenden Gang, den **Darmnabelblasengang**, *ductus vitello-intestinalis*, mit der Höhle

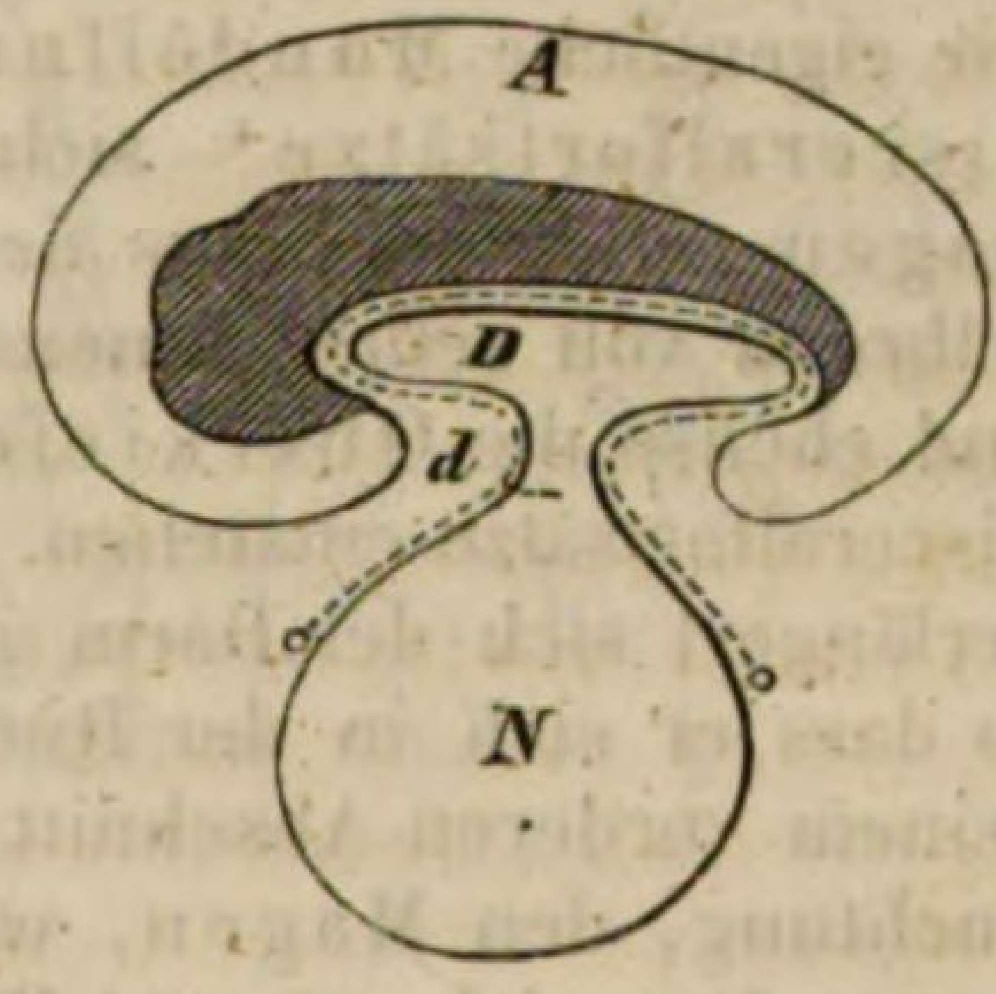
I



der Keimblase, welche von jetzt an den Namen der Nabelblase führt, noch lange Zeit in offener Communication. Beifolgender ebenfalls durch die Mitte des Embryos und daher durch den *ductus vitello-intestinalis d* gelegter Querschnitt (*Fig.* II) erläutert dieses Verhältniss. *D* stellt das aus der Rinne gebildete Darmrohr, *N* die aus dem peripherischen Rest der Keimblase (Gefässblatt *G* und vegetatives Blatt *V*) entstandene Nabelblase dar. Zugleich deutet die Figur an, wie das ursprünglich dicht an die Wirbelsäule angeheftete Darmrohr sich davon entfernt und ein Mesenterium *M* erhält, indem sich die beiden Platten des Gefässblattes längs der Wirbelsäule aneinanderlegen. Zum besseren Verständniss fügen wir auch noch einen Längsdurchschnitt des Embryo und der betreffenden Theile nach vollendeter Darmbildung bei; die Bezeichnungen sind die gleichen, wie in den Querschnitten, daher keine nähere Erläuterung nöthig.

II





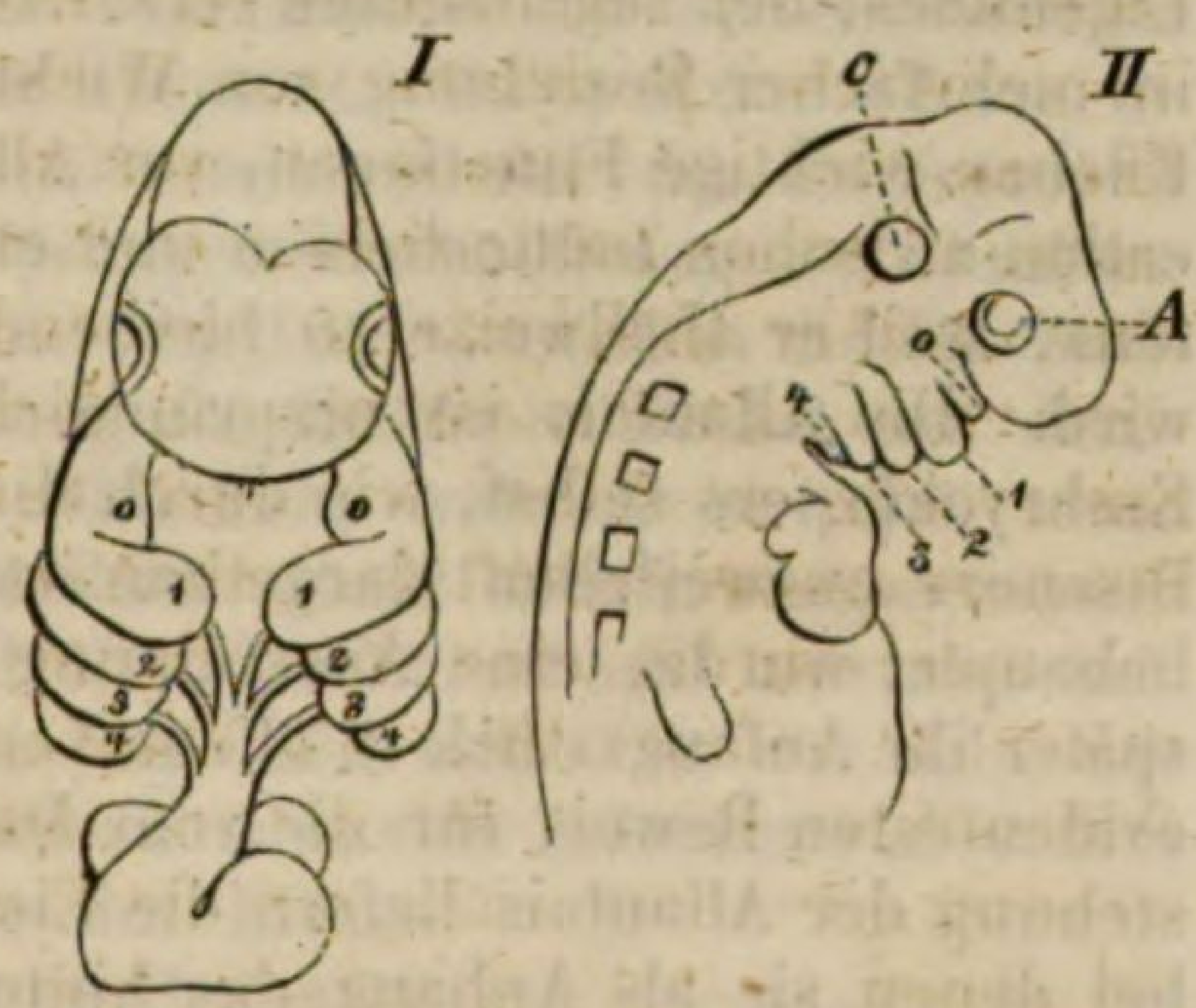
Die Darmbildung geht in allen Säugethiereiern auf die gleiche Weise vor sich, früher oder später. Beim Rehei scheidet sich der Darm sehr zeitig von der Nabelblase ab, und schon vorher geht die peripherische vegetative Keimblase durch eine Art Stiel, den *ductus vitello-intestinalis*, in die Rumpfhöhle des Embryo über; nach erfolgter Darmbildung schrumpft die Nabelblase sehr schnell zu einem feinen, in der Achse der serösen Hülle sich hinziehenden Faden. Das Verhältniss von Darm- und Nabelblase beim Meerschweinchenei ist selbstverständlich. Wir brauchen uns z. B. in dem pag. 1395 gegebenen Durchschnitt den centralen Theil des vegetativen und Gefässblattes zum Darm abgeschnürt und geschlossen zu denken, so sehen wir, dass hier der *ductus vitello-intestinalis* nicht in die Höhle der Nabelblase, sondern frei nach aussen mündet, die Nabelblase *GV* nicht einen Anhang des Embryos bildet, sondern dieser mit seinem Amnion in ihr selbst eingestülpt liegt. Beim Kaninchenei erfährt die Nabelblase später eine eigenthümliche Verwendung (Bischoff, Kaninchenei, *Taf.* XVI, *Fig.* 7 und 8), indem sich ihre obere halbkuglige Hälfte, so weit das Gefässblatt reicht, in die untere hineinstülpt, so dass der *ductus vitello-intestinalis* bis zu der seinem ursprünglichen Eintritt gegenüberliegenden Wand verlängert wird. Diese zusammengelegte Nabelblase legt sich jetzt an das Chorion an und verwächst mit demselben, indem sie nur etwa ein Dritttheil seiner inneren Oberfläche freilässt; an diese freigelassene Stelle legt sich die unterdessen aus dem Schwanzende des Embryo herausgewachsene Allantoisblase an. Beim menschlichen Ei erfolgt die Scheidung der vegetativen Keimblase in Darm und Nabelblase offenbar ganz auf dieselbe Weise; bei den meisten

bis jetzt beobachteten Embryonen ist sie schon erfolgt, wir treffen meist ein kleines, durch einen langen fadenförmigen *ductus vitello-intestinalis* mit dem Darm communicirendes Nabelbläschen. Nur in dem schon oben citirten Ei, welches Wagner, *Ic. Taf.* VIII, *Fig.* 1—3 und Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 5, abbildeten, ist die Nabelblase noch gross, der Ductus noch kurz und weit. Vergl. ausserdem Wagner, *Ic. Taf.* VII u. VIII; Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 6—9 und *Taf.* XXVI.

Nur wenige Andeutungen über die späteren Schicksale des Darmrohrs. Unmittelbar nach seiner Entstehung stellt es ein gerades, kurzes, vorn und hinten geschlossenes, straff an die Wirbelsäule durch ein schmales Mesenterium angeheftetes Rohr vor, welches aus zwei Schichten, dem äusseren Gefässblatt und dem inneren vegetativen Blatt besteht. Letzteres ist die Grundlage der späteren Darmschleimhaut. After- und Mundöffnung bilden sich erst geraume Zeit nach der Anlage des Darms, letztere von aussen in das hintere Endstück; die am vorderen Ende entstehende Oeffnung wird zum Racheneingang des Speisekanals. Die eigentliche Mundöffnung wird gebildet, indem die beiden obersten Visceralfortsätze[1] sich unterhalb der vorderen Gehirnblase zum Bogen vereinigen, aus dessen Belegmasse der Unterkiefer entsteht, während von seiner Innenseite die Zunge knospenartig hervorspriesst, und ebenso die Oberkiefer aus zwei seitlichen Auswüchsen der ersten Visceralfortsätze entstehen. Mit dem weiteren Wachsthum des Embryos verlängert sich der Darm immer mehr, und schneller als der Embryo, so dass er sich in der Rumpfhöhle zu krümmen anfängt, er erhält in seinem vorderen Abschnitt eine nach links und rückwärts gehende Ausbuchtung, den Magen, welcher Anfangs in der Längsachse liegt und erst später sich quer stellt. Oberhalb des Magens entstehen auf den Seitenflächen des Darmrohrs zwei kleine ursprünglich solide Zellenhäufchen, welche bald hohl werden, und ihre Höhlungen allmälig secundär, tertiär u. s. w. ausbuchten: die Anlagen der Lungen, welche daher nach v. Baer als Ausbuchtungen des Darmrohrs selbst zu betrachten sind. Ebenso entsteht die Leber als eine Ausbuchtung des Darmrohrs unterhalb des Magens. Sehr instructive Abbildungen über die erste Anlage der genannten Abkömmlinge des Darmes finden sich bei Bischoff, Hundeei, *Taf.* X, *Fig.* 41 *L M*, *Taf.* XI, *Fig.* 42 *D*. Der *processus vermiformis* ist nicht etwa, wie man leicht zu glauben geneigt sein könnte, der Rest des ursprünglichen *ductus vitello-intestinalis*, sondern eine selbstständige, später an ganz anderer Stelle entstehende Ausbuchtung des Darmrohrs. Der Nabelblasengang, dessen Insertionsstelle etwa der Mitte des Dünndarms entspricht, obliterirt mit der Nabelblase vollständig, ohne ein Residuum zu hinterlassen.

[1] Ohnstreitig einer der interessantesten Theile der speciellen Entwicklungsgeschichte der Organe ist die Lehre von der Metamorphose der sogenannten Kiemen- oder Visceralbogen, welche wir aus diesem Grunde hier kurz skizziren, indem wir Diejenigen, welche sich ausführlicher darüber unterrichten wollen, auf die citirten allgemeinen Werke über Entwicklungsgeschichte und auf die folgenden trefflichen Specialarbeiten verweisen: Reichert, *de arcubus sic dictis bronchialibus*, *Berolini* 1837, Mueller's *Arch.* 1837, pag. 120 u. *über die Entw. des Kopfes der nackten Amphibien*, Königsberg 1839;

Rathke, 4. *Ber. über das naturw. Seminar zu Königsberg* 1839 u. *Entw. der Natter*, Königsberg 1839. In Betreff der bildlichen Darstellung der zu besprechenden Verhältnisse verweisen wir auf Bischoff's Specialwerke u. Ecker's *Icon. phys.* Die sogenannten Kiemen oder Visceralfortsätze sind Schädelrippen, d. h. wie von allen aus den Belegmassen der *chorda dorsalis* hervorgegangenen Wirbeln sich paarige nach vorn verlaufende Seitenfortsätze entwickeln, aus welchen bei den Brustwirbeln die Rippen entstehen, so wachsen analoge Fortsätze auch von den um das vordere Ende der Chorda gebildeten Grundstücken der Schädelbasis, die als vollständige Analoga der Wirbel zu deuten sind, und vom obersten Halswirbel nach vorn, d. s. die Visceralfortsätze, und wachsen bei ihrer Begegnung in der vorderen Mittellinie zu Bogen, den Visceralbogen, zusammen, wie die Rippenfortsätze unter Bildung des Brustbeins zu Rippenbogen verwachsen. Die Zahl der Visceralfortsätze ist vier auf jeder Seite; sie bilden sich bald nach begonnener Abschnürung des Embryo von der Keimblase nacheinander so, dass zuerst die vordersten, grössten, dicht hinter der vorderen umgebogenen Hirnzelle gelegenen erscheinen, dann die nächst hinteren u. s. f. Sie entstehen Anfangs als streifenförmige Verdickungen der Visceralplatten, werden aber bald durch Resorption der zwischen ihnen befindlichen Substanz derselben vollständig frei. Man nannte sie ursprünglich Kiemenfortsätze, wegen ihrer auffallenden Analogie mit gleichen Fortsätzen beim Fischembryo, aus denen wirklich die bleibenden Kiemen entstehen; Reichert nannte sie Visceralfortsätze, weil sie, nachdem sie zu Bogen vereinigt sind, den vordersten Theil der Visceralhöhle umschliessen, wie die Rippen die Brusthöhle. *Fig.* 1 stellt die Visceralfortsätze des Hundeembryo von vorn gesehen nach Bischoff dar, *Fig.* 2 dieselben bei einem menschlichen Embryo von der Seite gesehen (*O* Ohrbläschen, Anlage des inneren Gehörorgans zur Seite der dritten Hirnzelle, *A* Auge).

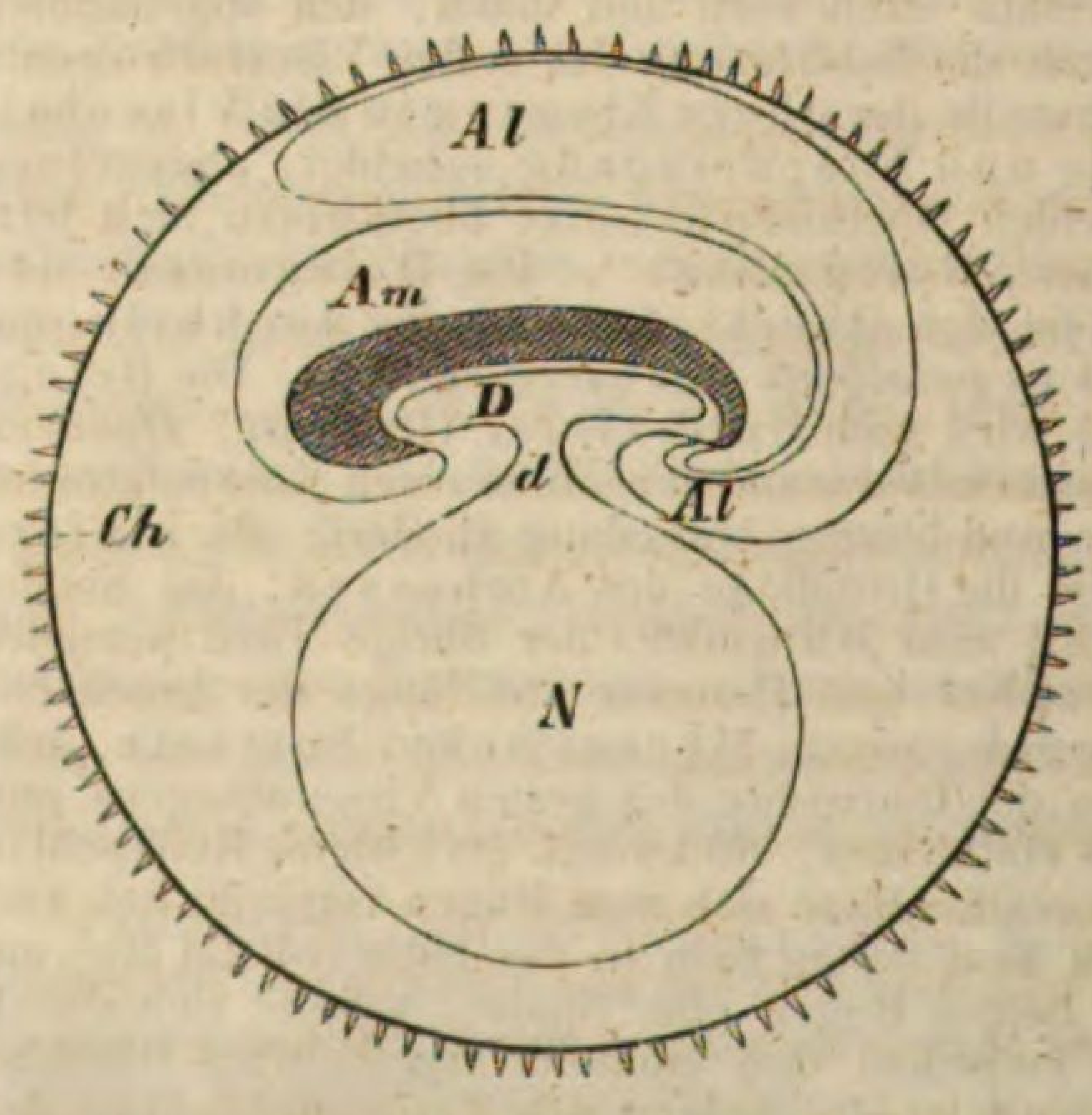


Die wunderbaren Metamorphosen dieser vier Visceralfortsatzpaare, beziehentlich der aus ihnen entstandenen Bogen, sind nach Reichert's Forschungen kurz folgende. Bevor die ersten Visceralfortsätze sich zum Bogen vereinigen, treibt jeder von ihnen nahe an der Ursprungsstelle einen knopfartigen Fortsatz nach vorn und innen, den sogenannten Oberkieferfortsatz *o*, *Fig.* 2. Durch die Schliessung des ersten Visceralbogens wird zwischen ihm und der vorderen Hirnzelle der obere Eingang in die Visceralhöhle, welcher sich später in Mund- und Naseneingang scheidet, abgegränzt. Der Visceralbogen sowohl wie seine beiden Oberkieferfortsätze überkleiden sich jetzt äusserlich mit neuen Anlagerungen, einer „Belegmasse“. Die Belegmasse des Oberkieferfortsatzes wandelt sich in den Oberkiefer und das Jochbein um, der Oberkieferfortsatz selbst in das *os palatinum* und *pterygoideum*. Die Belegmasse des ersten Visceralbogens wird zum Unterkiefer (Bischoff, *Hundeei*, *Fig.* 42 *C*, *Rehei*, *Fig.* 38); seine Substanz selbst wandelt sich in einen Knorpelstreifen um, welcher sich später in eine vordere und hintere Abtheilung gliedert; die hintere an den Schädel gränzende Abtheilung ist die Grundlage des Ambosses, das hintere Endstück der vorderen Abtheilung wird zum Hammer, der übrige Theil persistirt längere Zeit als knorpliger Fortsatz, welcher vom Hammer aus längs der Innenseite des Unterkiefers von Meckel gefunden wurde, sogen. Meckel'scher Fortsatz, geht aber später vollständig zu Grunde. Von der Innenseite des ersten Visceralbogens entwickelt sich in der Mitte die Zunge als ein kleines, rückwärts gerichtetes Knöspchen. Nachdem auch das zweite Paar der Visceralfortsätze sich zum Bogen vereinigt hat, verwächst dieser zweite Visceralbogen mit dem ersten vorn in der Mitte vollständig; auf beiden Seiten bleibt dagegen zwischen beiden Bogen eine Spalte, welche sich durch eine dünne membranöse Scheidewand zwischen den einander zugekehrten Rändern der Bogen ausfüllt. Diese Scheidewand ist die Anlage des Trommelfells, der nach aussen von ihr gelegene Theil der Spalte wird zum äusseren Gehörgang, der nach innen gelegene zur Paukenhöhle und Eustachischen Trompete,

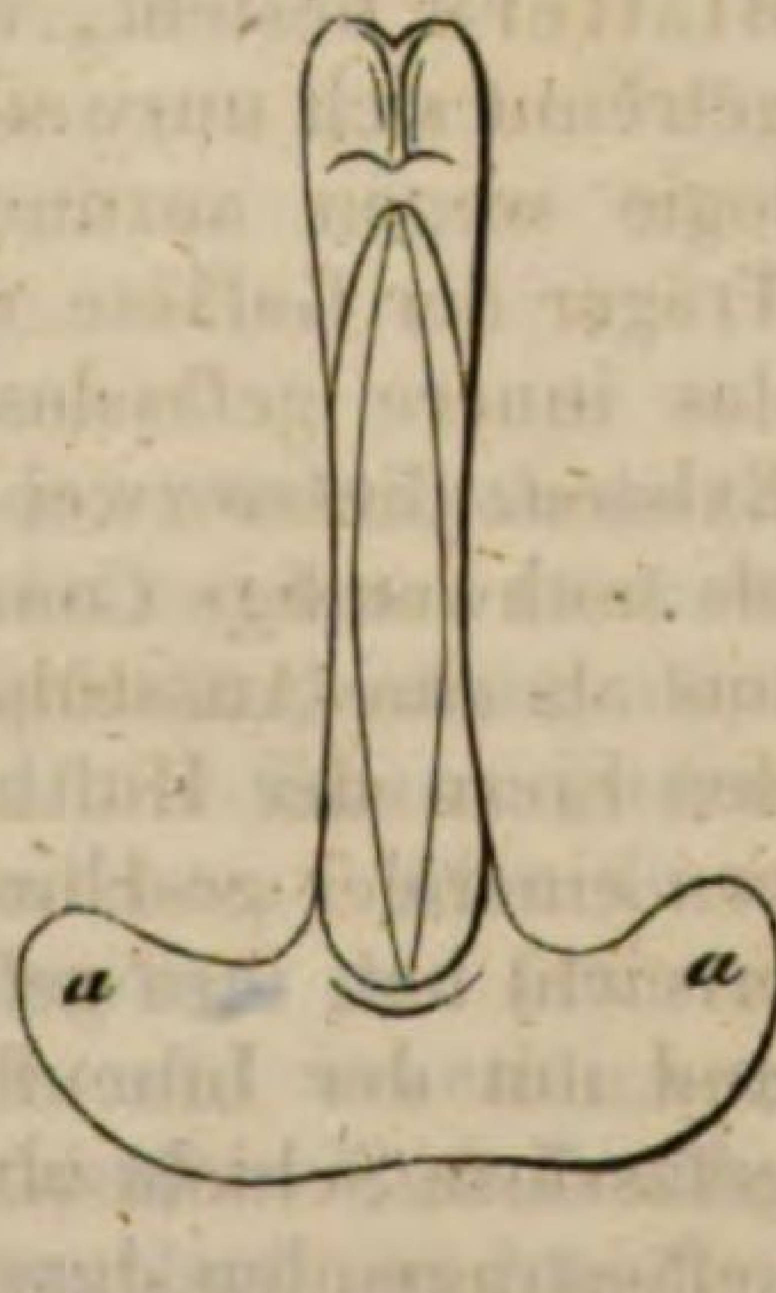
während das äussere Ohr sich durch eine Wucherung des hinteren Randes des äusseren Theiles der Spalte entwickelt (Ecker, *Ic. Taf.* XXVI, *Fig.* 12*a*; *Taf.* XXVII, *Fig.* 1—3, 6). Der zweite Visceralbogen gliedert sich jederseits in drei Abtheilungen, von denen die hinterste an den Schädel stossende zu Grunde geht, die mittelste sich in den Steigbügel verwandelt, die beiden vordersten, in ihrer Mitte mit dem dritten Visceralbogen verwachsenden, sich in folgende auch im Erwachsenen noch unverkennlich einen Bogen bildende Theile metamorphosiren: die beiden *processus styloidei*, die *ligamenta stylohyoidei* und die beiden kleinen Hörner des Zungenbeins. Der dritte Visceralbogen bildet aus seinem Vorderstück den Körper und die grossen Hörner des Zungenbeines, seine hinteren Abtheilungen verkümmern. Der vierte Visceralbogen endlich wird zur Bildung der vorderen Halswand verwendet.

§. 307.

Bildung der Allantois. Wir kommen zur Erörterung des letzten Eigebildes, der sogenannten Allantois, oder des Harnsacks, welcher in mehrfacher Beziehung von Wichtigkeit ist, einmal weil ihm für das Eileben wichtige Functionen, vor Allem die Herstellung einer Communication zwischen mütterlichem und embryonalem Blut, zukommen, zweitens, weil er theilweise zu bleibenden Organen des Körpers verwendet wird. Die Allantois ist ursprünglich ein blasenförmiger Auswuchs des Embryokörpers selbst, wie durch die Untersuchungen von Reichert und Bischoff unzweifelhaft dargethan ist, nicht, wie früher (v. Baer) vielfach behauptet wurde, eine Ausstülpung des Darmrohres, mit welchem erst später ihr Anfangsstück in offene Verbindung tritt (Kloakenbildung). Den evidentesten Beweis für die vom Darm unabhängige selbstständige Entstehung der Allantois liefern die Eier des Meerschweinchens und Rehes, bei denen sie als Anhang des hinteren Leibesendes angelegt gefunden wird, lange bevor noch Gefäss- und vegetatives Blatt von der Rumpfwandung sich abgelöst und das Darmrohr geschlossen haben. Auch beim Kaninchen fand Bischoff die erste Spur der Allantois in Gestalt eines kleinen soliden, der Innenwand des umgebogenen Schwanzendes ansitzenden Zellenhäufchens vor der Schliessung des Darmes und auch vor der Anlage der Wolff'schen Drüsen, mit denen Reichert beim Hühnchen ihre Entstehung in Zusammenhang bringt. Während dieses Zellenhäufchen wächst, wird es hohl, verwandelt sich in eine Blase *Al*, welche sich rasch verlängert, neben dem *ductus vitello-intestinalis* (*d*) zur Nabelöffnung der Rumpfhöhle heraustritt, sich alsbald an der Aussenfläche des Amnion um den



Embryo herumschlägt und über dem Embryo in gewisser Ausdehnung an die Innenfläche des Chorions (*Ch*) anlegt, um mit derselben zu verwachsen. Während dieses Wachsthums verschmilzt ihr in der Leibeshöhle gelegenes Anfangsstück mit dem hintersten Darmende zu einer gemeinschaftlichen Höhle, der Kloake, und nimmt in sich die Enden der unterdessen gebildeten Wolff'schen und Mueller'schen Gänge auf, von denen erstere in ihre Höhlung das erste Secret, welches sich durch seinen Gehalt an Harnsäure und bei den Kälbern an Allantoin als Harn charakterisirt, ergiessen. Sie dient daher als vorläufiger Abzugskanal für die ersten excrementiellen Producte des embryonalen Stoffwechsels. Ganz ähnlich ist die Entwicklung der Allantois beim Hundeei, nur dass sie hier nach Bischoff aus zwei später zusammenfliessenden Zellenhäufchen entsteht und einen weit beträchtlicheren Umfang erlangt, indem sie, sobald sie das Chorion erreicht hat, an demselben im ganzen Umfang des Eies herumwächst, ringsum den Embryo mit seinem Amnion und der Nabelblase von dem Chorion absperrt. Beim Meerschweinchen entsteht die erste Anlage der Allantois mit der des Embryos zu gleicher Zeit in Gestalt jener zapfenförmigen Verlängerung des dunklen Centrums des Fruchthofes (s. die Figur pag. 1385), welches die Visceralplatten darstellt. Dieser solide Anhang des Embryos wächst mit demselben und gestaltet sich zu einem Bläschen, welches zwischen dem vegetativen oder zunächst dem Gefässblatt, sobald dieses ausgeschieden ist, und dem animalen Blatt in die Höhle der Nabelblase hineinwächst. Sie schlägt sich, wie *Al* in der Figur pag. 1395 zeigt, an der Seite des Embryos und des als Amnion fungirenden animalen Bläschens *A* vorbei nach der gegenüberstehenden Seite des Eies, und legt sich hier an die Innenfläche des als Chorion fungirenden vegetativen Bläschens an der vom Gefässblatt nicht überzogenen Stelle an. Interessant ist die Bildung der Allantois auch beim Rehei, bei welchem das ganze hintere Ende des Embryokörpers nach rechts und links zapfenartige Verlängerungen *aa* treibt, so dass der Embryo einem Anker gleicht. Diese beiden Wucherungen der Visceralplatten bilden die Doppelanlage der Allantois, deren erste Spuren sich ebenfalls vor der Schliessung des Darmes zeigen. Jede dieser Wucherungen verlängert sich rasch nach ihrer Seite hin, und wird zu einer Blase, welche sich zwischen der serösen Hülle einerseits und Embryo, Amnion, Nabelblase andererseits durch die ganze Länge des Eies hinschiebt. Nachdem sie jederseits die Pole des langen Schlauches erreicht hat, löst sich die seröse Hülle auf, so dass nun die Allantois selbst die Stelle der äusseren Eihaut, das Chorion vertritt. Beim menschlichen Ei verhält sich die Allantois zweifelsohne wie beim Kaninchenei, indem sie an gleicher Stelle entsteht, als gestieltes Bläschen aus der Nabelöffnung herauswächst, sich an einer beschränkten



Stelle (der Stelle, wo durch ihre Vermittlung später die Placenta entsteht), der Innenfläche des Chorion anlegt und hier mit demselben verwächst. Sie besteht nur kurze Zeit als Bläschen; sobald sie das Chorion erreicht hat, obliterirt sie bis auf die von ihr getragenen Gefässe, welche eine bleibende Brücke zwischen Embryo und Chorion bilden; daher kommt es auch, dass verhältnissmässig wenige menschliche Eier mit bläschenförmiger Allantois bis jetzt beobachtet und beschrieben worden sind. Vergl. Wagner, *Ic. Taf.* VII, *Fig.* 11; Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 5 *Cg.* Aus dem innerhalb der Leibeshöhle gelegenen Anfangsstück der Allantois, dessen Verhältniss zur Bildung der Genitalien schon oben pag. 1313 erörtert worden ist, entsteht die Harnblase, als Rest der ursprünglichen durch die Nabelöffnung heraustretenden Fortsetzung findet sich noch der von der Spitze der Harnblase an der vorderen Bauchwand bis zur Nabelgegend verlaufende bandartige Streifen, der sogenannte Urachus.

Wir haben bereits die Allantoisblase als Trägerin embryonaler Blutgefässe zum Chorion bezeichnet, das Verhalten der Allantoisgefässe ist folgendes. Sie bilden ein ziemlich dichtes Gefässnetz, dessen arterieller Theil aus den Fortsetzungen der beiden Wirbelarterien stammt, dessen Venen sich in zwei Stämmchen sammeln, die sogenannten Cardinalvenen, welche an der Stelle, wo die Allantois aus der Rumpfhöhle tritt, an die Bauchplatte übertreten, und jederseits an dem Nabelrand derselben nach vorn verlaufen. Das Verhalten des peripherischen Theiles der Allantoisgefässe wird bei der Beschreibung der Placenta ausführlich zur Sprache kommen. Von besonderer Wichtigkeit ist, dass die Allantoisblase, wie der Darm, aus zwei Schichten oder Blättern besteht, welche bei einigen Eiern als deutlich von einander getrennt sich unzweifelhaft nachweisen lassen, bei anderen nur der Analogie wegen anzunehmen sind. Das äussere dieser Blätter ist der Träger der Gefässe und entspricht daher dem Gefässblatt des Darms, das innere gefässlose dem Schleimblatt. v. Baer hat zuerst die Existenz dieser zwei Allantoisblätter erwiesen; sie ergab sich nicht allein als nothwendige Consequenz aus seiner irrigen Ansicht, dass die Allantois als eine Ausstülpung des Darmrohrs entstehe, sondern er fand an den Eiern der Hufthiere beide Blätter zu einer gewissen Zeit natürlich von einander geschieden, indem hier, sobald die Allantois das Chorion erreicht hat, ihre gefässtragende Schicht sich von der gefässlosen abhebt und mit der Innenfläche des Chorion verwächst, während die innere gefässlose Schicht als gesonderter Sack im Innern zurückbleibt, von der gefässtragenden durch eine Zwischenflüssigkeitsschicht getrennt. v. Baer gab der mit dem Chorion verwachsenden Gefässschicht den Namen Endochorion. Bischoff bezweifelte früher die factische Existenz beider Schichten, weil es ihm am Kaninchenei nicht gelang, sie mechanisch, wie die Blätter der ursprünglichen Keimblase, von einander zu trennen; beim Hundeei dagegen überzeugte er sich von derselben, indem er hier an demjenigen Theile der Allantois, welcher dem Amnion und der Nabelblase aufliegt, beide Lagen von einander getrennt fand, während

sie an dem mit dem Chorion verwachsenen Theile auf keine Weise zu trennen waren. In ganz ausgezeichneter Weise erfolgt ferner diese Trennung der Blätter nach BISCHOFF's Beobachtungen am Rehei, wo sich im ganzen Umfange der langen schlauchförmigen Allantois das äussere gefässtragende (auch an das Amnion Gefässe abgebende) Blatt von dem innern gefässlosen (Schleim-)Blatt ablöst. Ersteres, welches beim Rehei allein das Chorion repräsentirt, nennt BISCHOFF Exochorion, letzteres Endochorion, Bezeichnungen, welche in Bezug auf die speciellen Verhältnisse vollkommen richtig, insofern aber nicht recht zu billigen sind, als sie nicht in Einklang mit BAER's Nomenclatur stehen, nach welcher unter Endochorion das äussere Gefässblatt zu verstehen ist, während das Schleimblatt nur als eigentliche Allantois bezeichnet wird.

Man hat darüber gestritten, ob diese beiden Blätter der Allantois als unmittelbare Fortsetzungen der entsprechenden ursprünglichen Blätter der Keimblase zu betrachten sind. Die Entstehungsweise der Allantois als selbstständiges solides Bläschen ausserhalb des Darmes widerspricht dem auf das Entschiedenste; es wäre die fragliche Auffassung nur dann richtig, wenn, wie v. BAER glaubte, die Allantois als Ausstülpung des Darmrohres entstände. Es kommt im Grunde auch nicht viel darauf an, jedenfalls ist wenigstens kein zwingender Grund vorhanden, Gefäss- und Schleimblatt des Harnsacks auf die der Keimblase zurückzuführen. Es scheint vielmehr die Trennung der Allantois in zwei Schichten nur eine Wiederholung der vorher in der Keimblase eingetretenen Differenzirung einer besonderen Zellenschicht zum Zweck der Gefässbildung zu sein.

MUTTER UND FRUCHT.

§. 308.

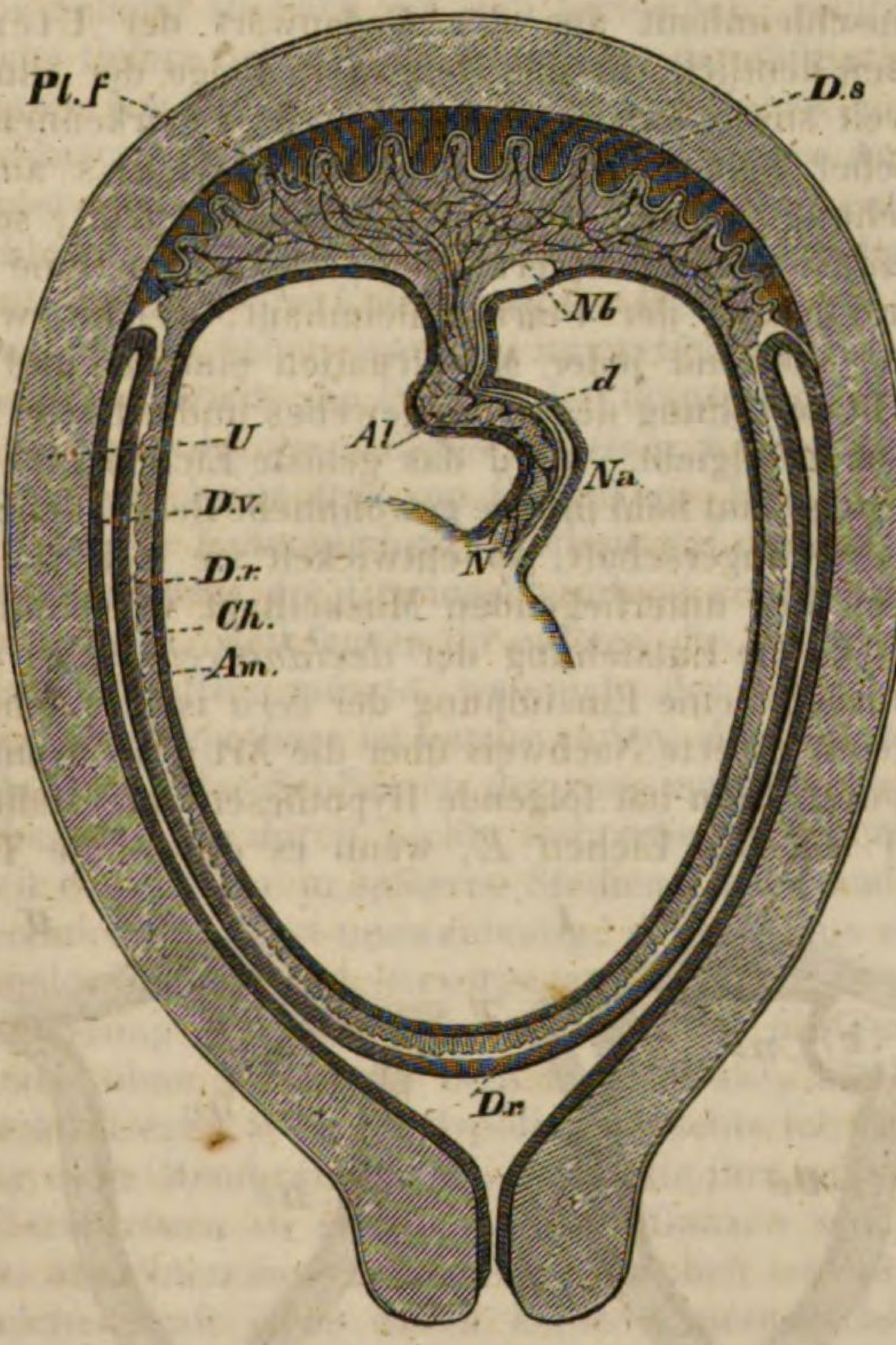
Das reife menschliche Ei. Wir haben in den vorhergehenden Paragraphen alle wesentlichen Elemente der Eimetamorphose kennen gelernt, die erste Entstehung und theilweise die weitere Ausbildung aller aus der einfachen Grundlage der Eizelle allmälig sich differenzirenden embryonalen und extraembryonalen Gebilde beschrieben. Alle diese Metamorphosen datiren sich von den ersten Abschnitten des für die Entwicklung überhaupt bestimmten Zeitraumes her; alle wesentlichen Theile des Embryos, wie alle seine äusseren Schutzhüllen und Ernährungsapparate, werden in rascher Aufeinanderfolge angelegt, so dass der übrige, bei Weitem längere Theil der Entwicklungszeit, ohne wesentliche neue Gebilde hinzuzufügen, nur mit der allmäligen Vergrösserung und histiologischen Ausarbeitung der bereits vorhandenen hingebracht wird. Selbstverständlich variiren diese Zeitverhältnisse bei verschiedenen Thieren in weiten Gränzen, indem nicht allein die absolute Dauer der Entwicklung bis zur vollendeten Reife und Geburt, sondern auch die Eintrittszeit und relative Dauer einzelner Entwicklungsvorgänge sehr

verschieden sind. Besonders auffallend ist die Kleinheit derjenigen Entwicklungsperiode, in welcher alle Eigebilde sich abgliedern, gegen die lange Dauer der weiteren Ausbildung beim menschlichen Ei. Obwohl zwischen der Lösung und der Zerstörung des reifen menschlichen Eies mit der Geburt des Embryos ein Zeitraum von zehn Mondmonaten oder 280 Tagen liegt, beweist uns doch das schon früher citirte, von R. Wagner beobachtete Ei (Wagner, *Ic. Taf.* VIII, *Fig.* 1—3, Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 5), dass bereits in der dritten Schwangerschaftswoche alle bisher erörterten Stadien durchlaufen sind. Wir finden in diesem Ei das Chorion, wie es bis zu Ende bleibt, aus ursprünglicher äusserer Eihaut und seröser Hülle zusammengesetzt, das Amnion um den Embryo geschlossen, diesen mit bereits stark verengter Nabelöffnung, aus welcher der geschlossene Darm mit der anhängenden Nabelblase und die zum Chorion gehende Allantois hervorragen, Kiemenbogen und selbst die Extremitätenknospen schon angelegt. Wir sehen davon ab, das Ei in diesem zweiten langen Abschnitt Schritt für Schritt zu verfolgen, und wenden uns schliesslich zu einer Analyse des vollkommen reifen und zwar speciell des menschlichen Eies, um die Endschicksale aller zu Anfang angelegten Bildungen zu erfahren. Wo Form, Anordnung und Bau eines Theiles in reifem Zustande erheblicher von der primordialen Beschaffenheit differiren, ist es leichter und zweckmässiger, vom reifen Zustande aus zurückgehend eine Brücke zum einfachen Urzustand zu bauen, als umgekehrt von letzterem aus die allmälige Weiterentwicklung zu verfolgen.

Das reife menschliche Ei steht in inniger Verbindung mit dem mütterlichen Organismus; der Uterus umgiebt dasselbe mit eigenthümlichen, durch Metamorphose seiner Schleimhaut gebildeten Hüllen, und bildet durch Verwachsung eines beschränkten Theiles seiner Schleimhaut mit einem Theil des Chorion das Ernährungsorgan des Embryos, die sogenannte Placenta. Es ist daher unumgänglich nothwendig, dass wir bei der Betrachtung des reifen Eies den Uterus, dessen Höhle vollständig von ihm ausgefüllt wird, mitberücksichtigen, indem wir von aussen von den Uteruswänden aus tiefer und tiefer eindringend die verschiedenen Schichten und Häute, auf welche wir nacheinander stossen, untersuchen. Wir legen dieser Erörterung den beifolgenden schematischen Längsdurchschnitt des Uterus mit dem Ei im letzten Schwangerschaftsmonat zu Grunde und verweisen auf die naturgetreuen Abbildungen in Wagner's *Icon. Taf.* VII—XII und Ecker's *Icon. Taf.* XXV, *Fig.* 1, *Taf.* XXVI, *Fig.* 6 u. 13, *Taf.* XXVII, *Fig.* 9 u. 10, *Taf.* XXVIII.

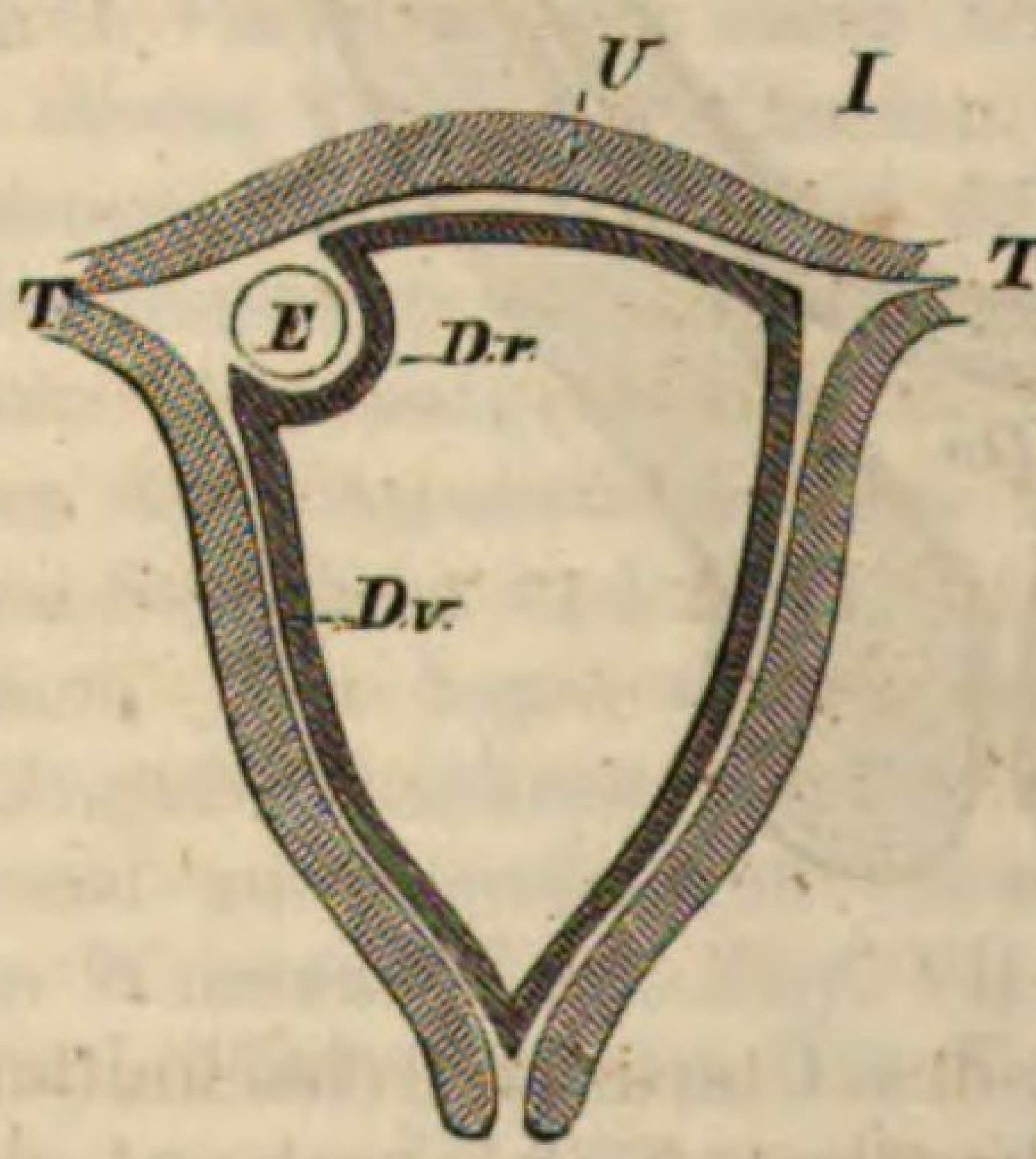
Der Uterus *U* dehnt sich im Verlauf der Schwangerschaft der Grössenzunahme des Eies entsprechend aus und nimmt an Masse beträchtlich zu; sein Grund reicht im 9. Monat bis zur Magengrube in die Höhe, sinkt aber im 10. Monat wieder etwas herab, indem der Hals sich tiefer in die Scheide hinabsenkt. Die Massenzunahme des Uterus kommt hauptsächlich auf Rechnung seiner Muskelhaut, und schreibt sich theils von der beträchtlichen Ausdehnung und Füllung ihrer Blutgefässe, theils von einer enormen Zunahme der Muskelsubstanz her; letztere

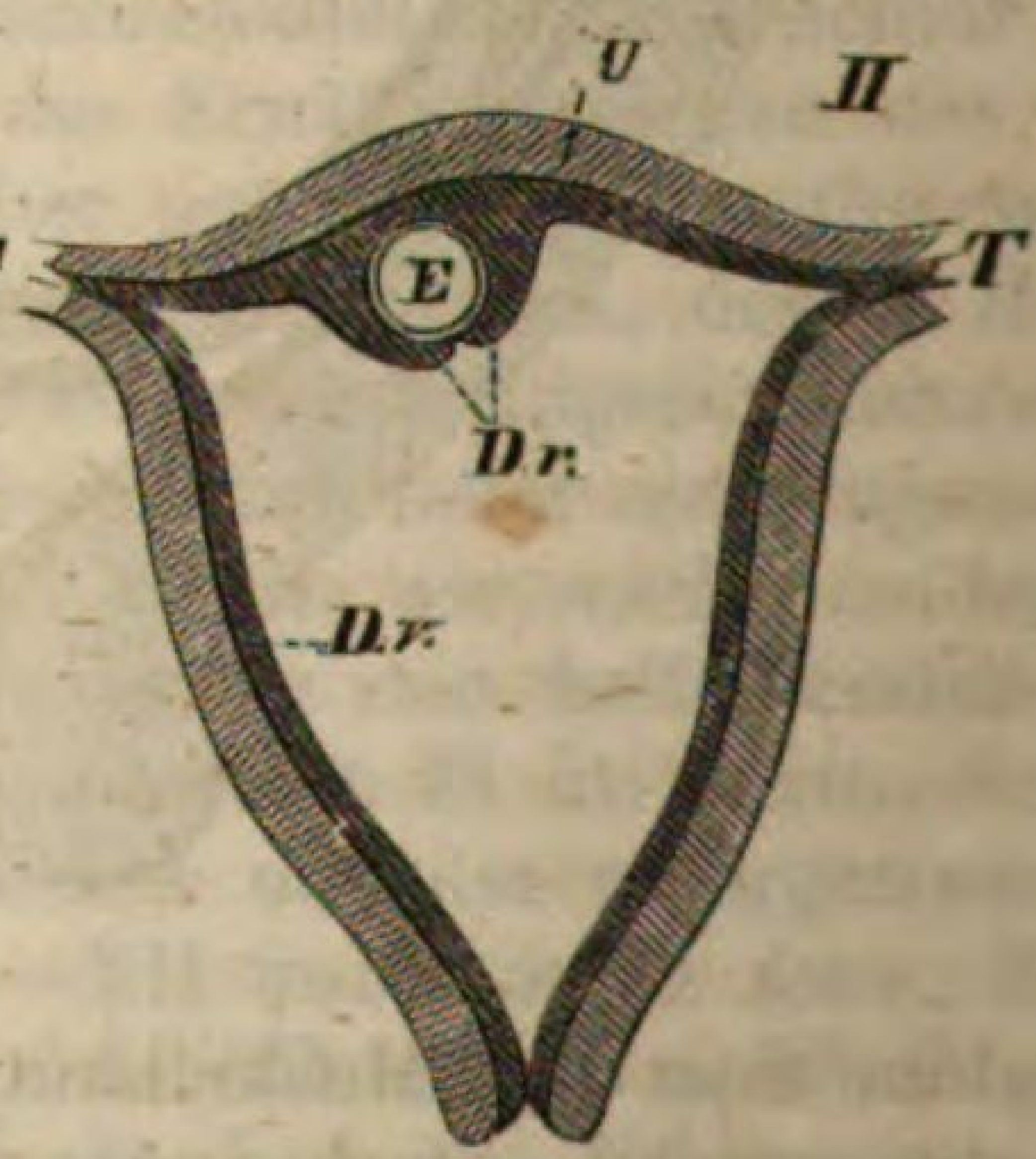
kommt theils durch Neubildung von Muskelelementen (contractilen Faserzellen), theils durch die während der Schwangerschaft eintretende volle Entwicklung der im nicht schwangeren Uterus verkümmerten kleinen Faserzellen zu Stande. Nach der Geburt geht ein grosser Theil der Muskelelemente unter den Erscheinungen der fettigen Degeneration zu Grunde; die übrigen verkümmern und reduciren sich zu kurzen, schwer von einander zu isolirenden Plättchen. Die colossale Ausdehnung der Uteringefässe, insbesondere der Venen, zeigt sich am klarsten an injicirten Exemplaren.



Nachdem man die Muskelhaut des Uterus durchschnitten, stösst man auf die weiche, stark angeschwollene Schleimhaut desselben, welche aber nicht mehr in festem Zusammenhange mit der Muskelwand steht, sondern von derselben abgelöst als eine Hülle des Eies sich darstellt. Sie führt den Namen: wahre hinfällige Haut, *tunica decidua vera s. uteri, D. v.* in der Figur. Durchschneiden wir diese Schleimhaut, so stossen wir auf eine zweite, das Ei beutelartig umhüllende Haut von vollkommen gleicher Beschaffenheit, welche rings an dem Rande der Placenta sich nach aussen umbiegt und continuirlich in die äussere wahre

hinfällige Haut übergeht. Es stellt demnach diese zweite Haut offenbar nur eine Einstülpung der Uterinschleimhaut dar, und hat daher mit Recht den Namen *tunica decidua reflexa, D. r.* erhalten. Bei kleinen Eiern sind die wahre und die umgebogene hinfällige Haut oft durch einen grösseren von Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt, bei reifen Eiern liegen sie einander vollständig an. Der Erste, welcher die wahre Natur dieser beiden Häute, welche man früher nach Hunter für plastische Ausschwitzungen (Pseudomembranen) hielt, richtig erkannt und erwiesen hat, ist E. H. Weber;[1] er lieferte den Beweis für die Identität derselben mit der Uterinschleimhaut aus der Gegenwart der Uterindrüsen, welche in beiden deutlich, in der Reflexa in Folge der allmäligen Ausdehnung als weit auseinander stehende Poren, zu erkennen sind. Alle späteren Forscher haben sich dieser Ansicht Weber's angeschlossen. Was die Entstehung der beiden hinfälligen Häute betrifft, so ist die Bildung der *decidua vera* leicht erklärlich; sie ist nur eine Fortsetzung derjenigen Veränderung der Uterinschleimhaut, welche, wie wir oben gesehen haben, während jeder Menstruation eintritt, und sich durch Auflockerung, Bluterfüllung des Grundgewebes und schnelle Entwicklung der Uterindrüsen kundgiebt. Wird das gelöste Eichen nicht befruchtet, so kehrt die Schleimhaut bald in ihre gewöhnliche Beschaffenheit zurück;[2] folgt dagegen Schwangerschaft, so entwickelt sie sich weiter und löst sich endlich von der unterliegenden Muskelhaut vollständig ab. Weit schwieriger ist es, die Entstehung der *decidua reflexa* zu erklären; so unzweifelhaft dieselbe eine Einstülpung der *vera* ist, so fehlt doch noch jeder befriedigende directe Nachweis über die Art des Zustandekommens dieser Einstülpung. Man hat folgende Hypothesen aufgestellt. Nach der einen (*Fig.* I) soll das Eichen *E*, wenn es durch die Tuba in den





Uterus eindringen will, die Mündung der Tuba *t* durch Uterinschleimhaut verstopft finden, daher beim Vordringen den vorliegenden Theil *D. r.* der Decidua vor sich hertreiben, einstülpen und bei seinem eigenen Wachsthum mehr und mehr ausdehnen, bis er endlich die Uterinhöhle ganz ausfüllt, als *decidua reflexa* ringsum der Innenseite der *vera* anliegt. Nach einer zweiten Hypothese (*Fig.* II) gelangt das Eichen durch die offene Tubamündung in die freie Uterinhöhle, bettet sich hier an irgend

einer Stelle in die weiche Schleimhaut, sinkt in dieselbe hinein, und wird von deren angränzenden Parthien überwuchert. Diese wellenförmig über das Eichen sich erhebenden und über ihm sich schliessenden Schleimhautparthien bilden die *decidua reflexa*. E. H. Weber glaubt, dass die Reflexa eine abgelöste Schicht der *vera* sei, sich wie eine durch seröse Transsudation abgehobene Oberhautblase verhalte. Das Eichen soll bei seinem Eintritt durch die Tubamündung sich zwischen die zur Ablösung schon vorbereiteten Schichten begeben, zwischen ihnen bis zu der Stelle wandern, wo es sich bleibend ansiedelt, und hier nun die oberflächliche Schicht als Sack vor sich hertreiben, während die hinter ihm befindliche tiefere Schicht die Grundlage der mütterlichen Placenta wird. Die erste Hypothese, nach welcher das Eichen eine Parthie der ganzen Decidua als Reflexa ablöst, macht die weitere Annahme nöthig, dass sich hinter dem Ei an der ganz von Schleimhaut entblössten Stelle eine neue Schleimhaut, *tunica decidua serotina*, als Grundlage der mütterlichen Placenta bilde, da die Entstehung der letzteren aus Uterinschleimhaut, wie wir alsbald sehen werden, unzweifelhaft feststeht. Bei der zweiten Hypothese vertritt die Parthie der ursprünglichen Decidua, auf welcher das Eichen ruht, die *decidua serotina*. Keine dieser Hypothesen ist direct erweisbar, keine frei von Bedenken. Die in *Fig.* I versinnlichte Ansicht ist die bedenklichste, weil sie auf der sicher irrigen Voraussetzung beruht, dass die Uterinschleimhaut continuirlich die Tubamündung überspannt, weil ferner ihr zufolge die Placenta stets vor der Mündung der Tuba sitzen müsste, was nicht der Fall ist. Gegen die in *Fig.* II dargestellte Hypothese ist einzuwenden, dass das Emporwuchern der Schleimhaut und das Schliessen der ringsum sich erhebenden Wälle zum Sack über dem Ei durch nichts wahrscheinlich gemacht ist. Die Beschaffenheit der Reflexa in späteren Stadien, insbesondere ihr Reichthum an Uterindrüsen, lehrt unzweideutig, dass sie aus einer grösseren Parthie normaler Schleimhaut hervorgegangen ist; dass aber die hypothetische Wucherung ganz die Beschaffenheit der übrigen Schleimhaut habe, und sich ohne Nath über dem Ei schliesse, ist durchaus nicht recht glaublich. Gegen Weber's Hypothese möchte ich einwenden, dass die Trennung einer Membran, welche durch die ihre ganze Dicke durchsetzenden Uterindrüsen so innig zu einem Ganzen zusammengehalten wird, in zwei Schichten äusserst unwahrscheinlich ist; es ist nicht einzusehen, welche Kraft diese durch keine Structurverhältnisse irgend begünstigte Spaltung hervorbringen sollte. Meines Erachtens ist folgende Hypothese die plausibelste, durch Analogien am besten gestützte: Das Eichen gelangt durch die Tubamündung unbehindert in die freie Uterinhöhle, bettet sich an irgend einer Stelle in die Schleimhaut und begiebt sich hinter dieselbe, wahrscheinlich indem es in eine Uterindrüse sich einsenkt und deren hinteres Ende durchbohrt. Diese Hypothese würde völlig in der Luft stehen, wenn nicht ein analoger Vorgang von Bischoff beim Meerschweinchenei dargethan wäre; hier gelangt offenbar in allen Fällen das Ei in den Grund einer Uterindrüse. Alles Uebrige ergiebt sich bei dieser Hypothese von selbst. Das Eichen

treibt, wenn es hinter die Schleimhaut gelangt ist, bei seinem Wachsthum die vor ihm liegende Parthie als geschlossenen Sack vor sich her, und entblösst dadurch die betreffende Parthie der Uterinwand. An derselben bildet sich nachträglich frische Schleimhaut, eine *decidua serotina,* als Grundlage der mütterlichen Placenta; ein Vorgang, der gar nichts Unwahrscheinliches hat, da ja nach jeder Geburt an der ganzen Innenwand des Uterus an der Stelle der ausgestossenen hinfälligen Häute neue Schleimhaut entsteht. Ein directer Beweis für diese meine Hypothese wird aus bekannten schon oben berührten Gründen schwer zu führen sein.[3]

Wir schreiten in der Analyse des reifen Eies fort, indem wir uns wieder auf die schematische Figur pag. 1405 beziehen. Nach Entfernung der beiden hinfälligen Häute, welche dem Uterus angehören, stossen wir auf das eigentliche Ei, und zwar auf dessen äusserste Hülle, das Chorion *Ch.* Das Chorion stellt sich am reifen Ei als eine ziemlich derbe, auf der Oberfläche mit kleinen Unebenheiten besetzte Membran dar. Wir haben es durch eine Verschmelzung der ursprünglichen äusseren Eihaut (*zona pellucida*) mit dem zur serösen Hülle gewordenen peripherischen Theile des animalen Blattes der Keimblase entstehen sehen, und die Entstehung von Zotten auf seiner ganzen Oberfläche aus kleinen ursprünglich amorphen Niederschlägen beschrieben. Im weiteren Verlauf der Entwicklung erreichen diese Zotten am menschlichen Ei einen hohen Grad von Ausbildung, jede derselben verwandelt sich in ein moosartig verzweigtes Bäumchen; das ringsum von solchen Bäumchen dicht besetzte Chorion bietet den Anblick einer Moosfläche, und führt daher den Namen *Chorion frondosum* (s. Wagner, *Ic. Taf.* VII, *Fig.* 10—12, *Taf.* VIII, *Fig.* 3 u. 5, *Taf.* IX, *Fig.* 1, *Taf.* XII, *Fig.* 5; Ecker, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 4 u. 5, *Taf.* XXVI, *Fig.* 6—8, 11 u. 13, *Taf.* XXVII, *Fig.* 5 u. 7). Später dagegen beginnen die Zotten am grösseren Theile des Eiumfanges wieder zu verkümmern (Eckcer, *Ic. Taf.* XXVII, *Fig.* 7 u. 10); nur an demjenigen Theile erhalten sie sich und wuchern fort, welcher zur Bildung der kindlichen Placenta des Fruchtkuchens bestimmt ist. Die Stelle, an welcher äusserlich die Zotten sich weiter entwickeln, entspricht demjenigen Bezirk der Innenfläche des Chorions, an welcher sich die aus dem Embryo emporgeschossene Allantoisblase angelegt hat und angewachsen ist; wie hier aus den Zotten die *placenta foetalis* entsteht, wird der folgende Paragraph lehren. Am ganzen übrigen Chorion gehen endlich die Zotten so vollständig zu Grunde, dass höchstens kleine Rauhigkeiten als Andeutungen übrig bleiben.

Die Innenseite des Chorions wird von dem Amnion *Am* glatt austapeziert, welches, wie die Figur ohne Weiteres lehrt, über die Innenfläche der Placenta hinweggehend, die Scheide des Nabelstranges *Na* bildet und an dem Reste der Nabelöffnung *N* des Embryo direct in dessen Bauchwandungen übergeht. Der Embryo, welcher nicht mit dargestellt ist, befindet sich in der die Höhle des Amnion erfüllenden Flüssigkeit, dem Amnionwasser, Schafwasser, Fruchtwasser, *liquor amnios,* suspendirt. Dieses Verhalten des Amnion im reifen Ei ist leicht auf das

frühere, wie es die Figur pag. 1390 darstellt, zurückzuführen. Unmittelbar nach seiner Entstehung durch Scheidung von der serösen Hülle stellt das Amnion einen dem Embryo anliegenden geschlossenen Sack dar, welcher rings an den die Nabelöffnung begränzenden Rändern der Visceralplatten direct in die Rumpfwandungen des Embryos übergeht. Dieser Sack nimmt Anfangs nur einen sehr kleinen Theil der Keimblasenhöhle ein, den grössten beansprucht die zu dieser Zeit noch unversehrt bestehende Nabelblase, sowie die noch blasenförmige Allantois. Allmälig erweitert sich der Amnionsack durch Vermehrung der zwischen ihm und dem Embryo befindlichen serösen Flüssigkeit, während gleichzeitig die Nabelblase mehr und mehr verkümmert, oder wenigstens an dem Wachsthum des Embryos nicht Theil nimmt, die Allantois aber bis auf die von ihr getragenen Gefässe vergeht. Auf diese Weise verkleinert sich mehr und mehr der zwischen Amnion und Chorion befindliche Raum, in welchem man bei Eiern aus den ersten Schwangerschaftsmonaten eine gallertartige von feinen spinnwebartigen Fäden durchzogene Flüssigkeit (WAGNER, *Ic. Taf.* VIII, *Fig.* 5, *Taf.* XII, *Fig.* 1 *f*, ECKER, *Ic. Taf.* XXVI, *Fig.* 6 *m*) findet; endlich wird dieser Zwischenraum zu Null reducirt, das Amnion rings an das Chorion angelegt, von der Zwischenflüssigkeit finden sich eine Zeit lang noch Ueberreste in Form einer feinfaserigen membranartigen Schicht zwischen Chorion und Amnion, die man als *tunica media* bezeichnet hat (WAGNER, *Ic. Taf.* XII, *Fig.* 4 *x*, ECKER, *Ic. Taf.* XXV, *Fig.* 1 *h*). Durch diese Ausdehnung des Amnionsackes ist zugleich die Bildung des Nabelstranges bedingt. Die Ursprungsränder des Amnion werden mit der zunehmenden Verkleinerung der Nabelöffnung mehr und mehr zusammengedrängt, während die peripherische Anlegung des Amnion an das Chorion so weit fortschreitet, als sie möglich ist, d. h. bis an die Eintrittsstelle der Allantoisgefässe in das Chorion. Zwischen dieser Stelle und dem Nabelrand ist daher endlich der zunächst an den Embryo gränzende Theil des Amnion als eine enge strangartige Scheide ausgespannt, welche eng die Reste der ursprünglich aus der Nabelöffnung heraustretenden Gebilde, d. i. der Allantois und der Nabelblase, umschliesst. Die Reste des Allantoisstieles *Al* im Nabelstrang bestehen aus den Allantoisgefässen, zwei Arterien und einer Vene, welche spiralig um einander aufgerollt sind, und an der Peripherie in den zur *placenta foetalis* metamorphosirten Theil des Chorion eintreten. Die Reste des Nabelbläschens bestehen in dem zum langen dünnen Faden *d* reducirten *ductus vitello-intestinalis* und dem an die Peripherie gedrängten Rudiment des Bläschens selbst, *Nb*. Im völlig reifen Ei ist von beiden nicht eine Spur mehr aufzufinden; der Darm hat sich von dem *ductus vitello-intestinalis*, mit dessen Kanal seine Höhle ursprünglich in weiter Communication war, vollständig abgetrennt und geschlossen, so dass nicht einmal mehr die Ansatzstelle des Ganges zu entdecken ist. Die gallertartige Masse, die sogenannte WHARTON'sche Sülze, in welche man schliesslich die Nabelgefässe im Nabelstrang eingebettet findet, ist eine Form des Bindegewebes (Schleimgewebe, VIRCHOW), ausgezeichnet durch die gallertartige

Beschaffenheit und völlige Structurlosigkeit seiner Intercellularsubstanz, sowie durch den Umstand, dass sie sich beim Kochen nicht in Leim verwandelt. Es ist diese Sülze ein wichtiges vielbesprochenes Object in dem neuerdings über die Natur des Bindegewebes geführten Streit geworden; näher auf diese rein histiologische Discussion einzugehen, dürfte indessen hier nicht der Ort sein.

Das Amnionwasser[4] ist ein einfaches seröses Transsudat, theilt daher die allgemeinen Eigenschaften der analogen Flüssigkeiten anderer geschlossener Höhlen (der Pleura, des Peritonäums, des Herzbeutels, der Hirnhöhlen) und hat wie diese wohl nur eine rein mechanische Bestimmung. In älterer Zeit hat man sich unnütze Mühe gegeben, dem Fruchtwasser bald die Bedeutung eines Nahrungsmittels für den Embryo, bald die eines Secrets desselben zu vindiciren. Seine chemische Constitution widerspricht beiden Hypothesen auf das Entschiedenste. Die sorgfältigen Analysen Scherer's lehren, dass es, wie die übrigen Transsudate, ein verdünntes Blutserum ist, ausserordentlich verdünnt, besonders in den späteren Perioden der Schwangerschaft, ausserordentlich arm an Albumin, noch ärmer sogar, als das Transsudat der Hirn- und Rückenmarkshöhlen. Sein mechanischer und ausschliesslicher Nutzen besteht wohl einfach darin, die gefährliche Fortpflanzung heftiger mechanischer Einwirkungen von aussen zum Embryo zu verhüten, und demselben eine unbehinderte Entwicklung nach allen Richtungen zu sichern.

[1] Vergl. E. H. Weber, *Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane*, Leipzig 1846, pag. 30. In dieser Abhandlung ist ausführlich die ganze Geschichte der *tunica decidua* dargestellt; E. H. und Ed. Weber haben zuerst die Veränderung der Schleimhaut des Uterus nach der Conception erkannt (s. Ed. Weber, *disquis. anatom. uteri et ovarior. puellae VII a conc. die defunctae, Halis* 1830), damals aber die Uterindrüsen für Zotten gehalten. Die Drüsennatur dieser Gebilde hat bald darauf E. H. Weber ermittelt; und zwar, nachdem er schon früher bei Wiederkäuern die Drüsen der bleibenden Mutterkuchen beschrieben, 1839 zuerst beim Menschen die schlauchartigen Uterindrüsen beobachtet und seine Entdeckung brieflich an Joh. Mueller mitgetheilt (s. Mueller, *Phys.* 1840, Bd. II. pag. 710). Eine sorgfältige Zusammenstellung der älteren Literatur und Ansichten über die Decidua findet sich auch bei Krieb, *disquis. histor.-physiol. de membrana, quae dicitur decidua Hunteri. Lugd. Batav.* 1853. — [2] Pouchet hat zwar behauptet, dass auch bei jeder einfachen Menstruation die Uterinschleimhaut sich vollständig zur Decidua umbilde und etwa 10 Tage nach derselben aus dem Uterus als gallertige Masse ausgestossen werde, indessen ist kein directer Beweis von ihm geliefert worden, dass dieser Abgang wirklich Uterinschleimhaut, und nicht ein einfacher Schleimpfropf sei, auch die Regelmässigkeit der Erscheinung keineswegs constatirt. — [3] Eine der menschlichen *tunica decidua vera* und *reflexa* vollkommen analoge Bildung findet sich bei den übrigen Säugethieren nicht, das einzige wahre Analogon der *decidua vera* ist, wie wir schon oben gesehen haben, die Schalenhaut des Vogeleies. Obwohl bei allen Säugethieren, wie der folgende Paragraph zeigen wird, die Uterinschleimhaut auf im Wesentlichen gleiche Weise zur Bildung des Mutterkuchens verwendet wird, kommt es doch bei keinem zu einer vollkommenen Loslösung der nicht zur Placenta verwendeten Parthien, und nirgends zeigt sich eine Andeutung der eingestülpten *decidua reflexa*. Der flockige Ueberzug, welchen das Kaninchenei auf der Seite, welche der Placenta gegenüberliegt, erhält, ist nach Bischoff's Untersuchungen nur losgelöstes Epithel der Schleimhaut. — [4] Scherer, *chem. Unters. der Amniosflüss. d. Menschen in versch. Perioden ihres Bestehens, Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. I, pag. 88, stellte eine vergleichende Analyse des Fruchtwassers bei einem fünfmonatlichen Ei und einem ausgetragenen an. Die Resultate sind folgende:

	im 5. Monat.	im 10. Monat.
Wasser	975,84	991,474
Feste Bestandtheile . .	24,16.	8,526.
Albumin (u. Schleimstoff)	7,67	0,82
Extractivstoffe . . .	7,24	0,60
Salze	9,25.	7,06

Unter den Extractivstoffen fand sich kein Harnstoff, aber wahrscheinlich Kreatinin; die Salze waren grösstentheils Alkalisalze, mit wenig phosphorsaurem Kalk. SCHERER's Analysen stimmen in der Hauptsache mit denen von VOGT überein, weichen aber wesentlich von den älteren Analysen von FROMHERZ und GUGERT ab, welche unter den organischen Bestandtheilen des Fruchtwassers, freilich ohne genügende Beweise, Albumin, Käsestoff, Speichelstoff, Benzoësäure, Harnstoff und Osmazom aufführen. MACK fand geringe Mengen verseifbaren Fettes darin, welches jedoch möglicherweise nur von einer zufälligen Verunreinigung durch Käseschleim, *vernix caseosa*, das Secret der embryonalen Hauttalgdrüsen, herrührte.

§. 309.

Die Placenta. Das Verbindungsorgan zwischen Mutter und Frucht, das Ernährungsorgan des Embryos der Säugethiere, die sogenannte Placenta, stellt beim Menschen ein plattes scheibenförmiges Organ dar, dessen äussere convexe Fläche mit der Gebärmutterwand innig verwachsen ist, an dessen innerer concaven, glatt von dem Amnion überzogenen Fläche der Nabelstrang sich inserirt, von dessen Rändern das peripherische zottenlose Chorion entspringt. Sein Durchmesser beträgt etwa 8″, seine Dicke in der Mitte $^1/_2$—$^3/_4$″. Die ausgebildete Placenta besteht dem bei Weitem grössten Theil ihrer Masse nach aus Blutgefässen, und zwar stammen diese Blutgefässe aus doppelter Quelle, theils aus der Wand der Gebärmutter, theils aus dem kindlichen Nabelstrang; beide Klassen von Gefässen begegnen sich allenthalben in der Placenta und sind so regelmässig durcheinander geschoben, dass überall mütterliches und kindliches Blut nachbarlich aneinander vorüberströmen, nur durch dünne, für den endosmotischen Wechselverkehr leicht permeable Wände getrennt. Diese innige Berührung mütterlicher und kindlicher Gefässe zum Behuf eines endosmotischen Stoffwechsels des Inhaltes beider ist die Aufgabe, welche durch die im Folgenden genauer zu erörternde Einrichtung der Placenta gelöst ist. Eine vollkommen klare exacte Einsicht in den complicirten Bau und die Entstehung der Placenta verdanken wir vor Allem E. H. WEBER's Untersuchungen, deren Resultate daher den Inhalt der folgenden Darstellung bilden.[1]

Die reife Placenta, wie sie nach der Geburt des Kindes als sogenannte Nachgeburt aus dem Uterus ausgestossen wird, erscheint zwar als einfaches, durchweg gleichartig gebautes Organ, besteht jedoch aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen, welche ursprünglich wirklich von einander getrennt sind, später jedoch so innig ineinander wachsen, dass sie mechanisch nicht mehr zu sondern sind, sondern nur auf Durchschnitten (ECKER, *Ic. Taf.* XXVIII, *Fig.* 1) eine Abgränzung wahrnehmbar ist. Der eine Theil der Placenta rührt von dem Ei her,

ist der durch Weiterentwicklung einer Parthie des zottigen Chorion gebildete Fruchtkuchen, der zweite als Mutterkuchen unterschiedene Theil rührt von der Mutter her, ist nichts Anderes, als eine Parthie der Gebärmutterschleimhaut, der *tunica decidua.*

Der Fruchtkuchen, *placenta foetalis* (*pl. f.* in der schematischen Abbildung pag. 1405), besteht aus einer grösseren Anzahl von Zottenbäumchen des Chorion, deren jedes mit seinen zahlreichen Verästelungen eine Art von Läppchen, ähnlich den Läppchen einer traubigen Drüse, darstellt; diese Läppchen sind ringsum vollständig von dem mütterlichen Theil der Placenta umhüllt, stecken in derselben verborgen, wie die Wurzeln eines Baumes im Erdreich. Jedes Zottenbäumchen ist bis in seine letzten kolbig endigenden Aeste von knäuelartig verschlungenen Blutgefässen durchzogen oder richtiger ausgefüllt, indem in den von der inneren Wand der Placenta ausgehenden Stamm desselben ein kleines Arterienstämmchen eindringt, welches in alle gröberen Aeste Zweige abgiebt und von diesen aus in jedes Endästchen der Zotte ein kleines Reis schickt, welches darin auf das Mannigfachste gewunden verläuft, schlingenartig umbiegt, und an der Basis des Aestchens in ein Venenstämmchen einmündet; das Venenstämmchen verlässt, neben dem Arterienstämmchen verlaufend, die Zotte an der Basis ihres Stammes (Wagner, *Ic. Taf.* IX, *Fig.* 2, Ecker, *Ic. Taf.* XXVIII, *Fig.* 4 u. 5). Jene Endreiserchen, welche mit ihren Windungen die Endkölbchen der Zotte ausfüllen und nach schlingenförmiger Umbiegung direct in venöse Gefässe übergehen, sind demnach Capillarschlingen, welche sich denen der Cutispapillen vollkommen analog verhalten, nur mannigfacher gewunden als diese sind.[2] Die in die Zottenbäumchen eintretenden Arterienstämmchen sind Endäste der *arteriae umbilicales*, die heraustretenden Venenstämmchen münden in die Verzweigungen der *vena umbilicalis;* beide stehen demnach in unmittelbarem Zusammenhang mit den von der Allantoisblase aus der Nabelöffnung des Embryo zum Chorion herübergeführten Gefässen. Wir haben oben gesehen, dass sich die Allantoisblase an die zur Placentabildung bestimmte Parthie des Chorion anlegt, und ihr äusseres Gefässblatt mit letzterem verwächst. Wahrscheinlich entstehen die Zottengefässe selbstständig aus den Parenchymzellen der Zotten und treten erst nachträglich in anastomotischen Zusammenhang mit den Allantoisgefässen, die Arterien mit den Arterien, die Venen mit den Venen; unwahrscheinlicher, aber möglich ist es, dass von den Allantoisgefässen aus Ausläufer in die Zotten hineinwachsen. Wie dem auch sei, das physiologische Resultat dieser Einrichtung liegt auf der Hand: das Blut des Embryos strömt durch die Nabelarterien, welche die Fortsetzungen der Wirbelarterien bilden, in die Zottenbäumchen der *placenta foetalis*, kommt, während es die feinsten Capillarknäuel der Zottengefässe durchfliesst, in die ausgedehnteste Berührung mit dem die Zottenoberfläche umspülenden mütterlichen Blut, und kehrt nach vollendetem Stoffaustausch mit diesem durch die Nabelvenen zum Herzen des Embryos zurück. Directe Untersuchungsresultate über die Veränderungen, welche das embryonale Blut auf diesem Wege erleidet,

besitzen wir nicht, wir können dieselben nur im Allgemeinen vermuthen. Es ist offenbar, dass die Placenta für den Embryo alle im geborenen Organismus durch gesonderte Organe vertretenen Einnahme- und Ausgabeheerde des Stoffwechsels ersetzen, daher ebensowohl die Rolle des Darmes und der Lungen, als die der Nieren übernehmen muss. Durch sie muss der Embryo seine Nahrungsstoffe, zu denen natürlich auch der Sauerstoff gehört, beziehen, durch sie sich seiner Abfälle und Ueberschüsse, so weit letztere vorkommen, entledigen. Es bedarf keiner detaillirteren Aufzählung der durch die Placenta zu- und abgeführten Stoffe; so lange keine directen Beobachtungen vorliegen, könnten wir eine solche nur nach dem Schema des Stoffwechsels beim Erwachsenen geben.

Der mütterliche Theil der Placenta, der Mutterkuchen, welcher die gesammte aus und zwischen die Zotten eingeschobene Masse des kuchenförmigen Organes bildet, besteht aus einer Parthie der Uterinschleimhaut, deren ursprüngliches Gewebe indessen auf Kosten der enorm erweiterten Gefässe fast vollständig verschwunden ist. Die Antwort auf die Frage, wie sich diese zur Bildung der mütterlichen Placenta verwendete Schleimhautparthie zu den als *tunica decidua vera* und *reflexa* beschriebenen Parthien verhält, hängt natürlich von der Vorstellung, welche man sich von der Entstehung der *decidua reflexa* macht, ab. Nimmt man an, dass das Eichen hinter die ursprüngliche Uterinschleimhaut gelangt (sei es durch eine Uterindrüse oder auf irgend welche Art), und die von ihm abgelöste und ausgedehnte Parthie zur *reflexa* wird (s. *Fig.* I, pag. 1406), so muss man nothwendig annehmen, dass die zur Placenta umgewandelte Schleimhautparthie eine neuentstandene ist, welche hinter dem Eichen an der Stelle der als *reflexa* abgelösten sich bildet. Man bezeichnet diese hypothetisch neugebildete Schleimhaut als *tunica decidua serotina* (*D. s.* der Figur pag. 1405). Nimmt man dagegen an, dass die *reflexa* nur eine abgelöste oberflächliche Schicht der ursprünglichen Schleimhaut, wie E. H. Weber vermuthet, oder eine über dem Ei von jener aus gebildete secundäre Wucherung (*Fig.* II, pag. 1406), so ist die Placentarschleimhaut ein integrirender Theil der *decidua vera,* derjenige Theil eben, welcher dem Eichen als Unterlage dient. Eine sichere Entscheidung lässt sich nicht geben, so lange die Bildung der *reflexa* nicht durch directe Beobachtung entschieden ist; wir haben oben die erstere Ansicht, und zwar in der Modification, dass das Eichen durch eine Uterindrüse hinter die Schleimhaut gelangt, als die plausiblere dargestellt, müssen daher folgerecht die *placenta materna* als *decidua serotina* betrachten. Unzweifelhaft ist, dass der Mutterkuchen wirklich aus Uterinschleimhaut entsteht, es beweist dies nicht allein sein Bau und seine Verbindung mit der Muskelschicht des Uterus, sondern auch die Analogie mit den mütterlichen Placenten der Säugethiere, welche evident dieses Ursprunges sind.

Die Hauptmasse der *placenta materna* besteht aus einem netzartigen Hohlraumsystem, welches, wie in den cavernösen Körpern des Penis oder der sogenannten Milzpulpa ein weitröhriges Blutgefässsystem

repräsentirt, allein nicht, wie dort, ein Venensystem, sondern offenbar ein Haargefässsystem darstellt. Aus der Muskelhaut des Uterus treten in den unmittelbar mit ihr verwachsenen (äusseren) Theil der *decidua serotina* zahlreiche Arterienstämmchen, bilden nach ihrem Eintritt durch vielfache Hin- und Herschlängelung kleine Gefässknäuel,[5] ähnlich den Glomerulis der Niere, und schicken dann ihre Verzweigungen in den tieferen, inneren Theil der Decidua, wo sie jedoch nicht in gewöhnliche enge Capillargefässe, sondern direct in jene $^1/_4$—$^1/_3$''' weiten, aber dünnwandigen, engmaschig verbundenen Kanäle übergehen, aus welchen das Blut sich in die zur Muskelhaut zurückführenden Venen sammelt. Eben diese weiten Zwischenkanäle zwischen Arterien und Venen vertreten nicht nur die Stelle eines Capillarsystemes, sondern sind wirklich ihrer Entstehung und Structur nach kolossale Haargefässe, wie sie Weber bezeichnet. Die Zottenbäumchen werden von diesen kolossalen Haargefässen so dicht und innig umstrickt, dass sie selbst wie in die Lumina von Gefässen hineingewachsen erscheinen; nach einigen Autoren sollen sogar wirklich die Wände der ausgedehnten Capillaren später vollständig atrophiren, so dass die Bluträume direct von dem Deciduagewebe begränzt werden, und die Zottenäste frei in sie hineinwachsen. Der Nutzen dieser innigen, allseitigen Umgebung der kindlichen Zotten mit mütterlichem Blut in weiten Flussbetten liegt auf der Hand. Die beschriebene Verödung des Gewebes der *decidua serotina* durch ausschliessliche Entwicklung der Capillaren findet indessen nur in demjenigen Theile derselben statt, welcher als eigentliche *placenta materna* die Läppchen der *placenta foetalis* umgiebt, die äusserste auf die Muskelhaut aufgewachsene Schicht zeigt denselben Bau, welcher der *decidua vera* zukommt; nach Ecker soll diese Schicht zahlreiche contractile Faserzellen enthalten, und bei der Lostrennung der Placenta nach der Geburt am Uterus zurückbleiben.

Eine noch schwebende Frage ist die: wie kommt die Ineinanderwachsung der mütterlichen und kindlichen Placenta beim Menschen zu Stande? In den ersten Schwangerschaftsmonaten fehlt diese Verbindung, obwohl das Ei durch die Ausbildung der Zottenbäumchen, die Decidua durch beginnende Erweiterung der Gefässe sich für die Bildung der Placenta vorbereiten. Auf welche Weise die Zottenbäumchen in das Parenchym der Decidua hineingelangen, darüber fehlen noch directe Beobachtungen. Die sogleich zu besprechende ausgemachte Thatsache, dass bei den Säugethieren durchweg der Verkehr zwischen Mutter und Frucht durch eine Einfügung oder Einwachsung der kindlichen Zotten in schlauchartige Drüsen der mütterlichen Schleimhaut hergestellt wird, muss den Gedanken nahe legen, dass auch beim Menschen, wo wir dieselben kindlichen und mütterlichen Apparate vorfinden, die Verbindung durch ein solches Einwachsen der Chorionzotten in die Schläuche der Uterindrüsen zu Stande kommt. E. H. Weber hat daher vermuthungsweise diese Möglichkeit ausgesprochen, indessen selbst auch auf mehrere Umstände aufmerksam gemacht, welche ein solches Hineinwachsen beim Menschen zweifelhaft machen können,

so wahrscheinlich es vom teleologischen Standpunkte und auf Grund der Analogie erscheint. Weber nennt als einen solche Bedenken erweckenden Umstand, dass die Chorionzotten bereits, ehe sie in die Placentarbildung eingegangen, vielfach verästelte Bäumchen, die Uterindrüsen aber einfache, oder höchstens an ihren Enden getheilte Schläuche sind. Dieses Bedenken erscheint mir aber nicht gewichtig genug, um jene Vermuthung zurückzuweisen. Es ist weit weniger bedenklich, die vor der Verwachsung beider Placenten sich beträchtlich erweiternden Uterindrüsen der *decidua* (*serotina*) als präformirte Lücken im Parenchym der mütterlichen Placenta zu betrachten, in welche die Zottenbäumchen hineingedrängt werden, als anzunehmen, dass die Zottenbäumchen mit Vermeidung dieser Lücken in das compacte Parenchym hineinwachsen oder passiv hineingelangen. Gerade der von Weber gegen die in Rede stehende Hypothese angeführte Umstand kann auf der anderen Seite auch für dieselbe benutzt werden; denn wenn die Zottenbäumchen schon vor der Verwachsung ausgewachsen sind, so ist kaum einzusehen, durch welches Mittel sie in das Parenchym hineingebracht werden sollen, mit ihren schon vorhandenen Aesten und Aestchen; wären sie zur Zeit der Placentabildung noch einfache niedrige Erhebungen des Chorion, so liesse sich weit leichter denken, dass sie, wie die Wurzeln in dem Erdreich, sich mit der Anlage ihrer Verzweigungen durch das Wachsthum Bahn in dem weichen Deciduaparenchym brächen. Es ist gar nicht nöthig, anzunehmen, dass die Zotten sich so in die Uterindrüsen einfügen, dass jedes ihrer Aestchen von einer entsprechenden Ausbuchtung der Drüse überzogen wird, sondern wohl denkbar, dass die Mündungen der Drüsen nur die Eintrittswege darstellen, dann aber die Zotten in das Parenchym durchbrechen, die Uterindrüsenwandungen vielleicht aber nach erfolgtem Eindringen der Zotten völlig atrophiren und zu Grunde gehen. Dafür spricht, dass in der reifen Placenta keine Andeutung der Uterindrüsenwand mehr gefunden wird, weder als Zottenüberzug, noch in dem Zwischengewebe der mütterlichen Placenta. Jenes oberflächliche, die Zotten in der Placenta überspinnende Capillarnetz, welches Schroeder van der Kolk beschrieben hat, kann nicht als persistirendes Gefässnetz der Uterindrüsenwand betrachtet werden, da seine Aeste in unmittelbarem Zusammenhang mit den tieferen Zottengefässen stehen.

Nach dieser Darlegung des Factischen und Hypothetischen über Bau und Entstehung der menschlichen Placenta ist es von Interesse, einen kurzen Blick auf die analogen Bildungen der Säugethiere, welche zum Theil sehr wesentlich differiren, zu werfen. E. H. Weber theilt die Säugethiere nach dem Verhalten der Placenta in zwei Klassen. Bei der einen Klasse, und diese wird besonders von den Wiederkäuern repräsentirt, sind die mütterlichen Placenten keine vorübergehenden hinfälligen Organe, welche nur zur Zeit der Gravidität aus einer Parthie der Uterinschleimhaut gebildet, bei der Geburt vom Uterus losgerissen und mit der innig verwachsenen *placenta foetalis* nach aussen gestossen werden, sondern stehende Einrichtungen des Uterus, welche nach der

Geburt eines Eies in unversehrter Verbindung mit dem Uterus bleiben und bei jedem folgenden Ei wieder in Function treten.

Bei den Wiederkäuern haben diese bleibenden mütterlichen Placenten folgende Einrichtung: es ist im Uterus nicht, wie beim Menschen, eine einfache Placenta, sondern eine gewisse Anzahl discreter kleiner Placenten in Form knopfförmiger Quasten, welche über die Schleimhautfläche vorragen, vorhanden. Jede solche Quaste enthält eine grosse Anzahl verzweigter Kanäle, welche durch ihre Substanz mehr weniger senkrecht zur Oberfläche verlaufen und auf letzterer frei münden, sich also im Grossen ebenso verhalten, wie die menschlichen Uterindrüsen im Kleinen. Die Verbindung zwischen Mutter und Frucht kommt dadurch zu Stande, dass sich auf dem Chorion des Eies (d. h. auf der Eihaut, welche das Chorion repräsentirt, beim Rehei also auf dem Gefässblatt der Allantoisblase) an allen den Stellen, welche solchen mütterlichen Quasten anliegen, entsprechende kindliche Einzelplacenten bilden, und zwar ebenfalls in Form von Quasten, welche hier aus einem Büschel von Chorionzotten bestehen. Diese kindlichen Cotyledonen werden in die mütterlichen eingeschoben, wie die Finger der Hand in einen Handschuh, indem jede Zotte in einen Schlauch der mütterlichen Quaste, wie der Degen in die Scheide sich einfügt, ohne mit dessen Wand zu verwachsen. Es lassen sich daher die Placenten der Wiederkäuer zu jeder Zeit ohne Zerreissung in die mütterlichen und kindlichen Antheile trennen, indem man letztere aus ersteren herauszieht, und diese unblutige Trennung findet bei jeder Geburt eines Eies statt. Im Grunde läuft diese Einrichtung mit der der menschlichen Placenta auf Eines hinaus, derselbe physiologische Zweck, innige Berührung kindlicher und mütterlicher Gefässe zum Behuf eines Ernährungsaustausches, ist durch diese Cotyledonenbildung erfüllt; indem die Chorionzotten ebenso, wie beim Menschen, Träger kindlicher Gefässe sind, und die Wand der Schläuche in den mütterlichen Cotyledonen von einem engen Capillarnetz übersponnen ist. Der Unterschied besteht nur darin, dass erstens die Mutterblutgefässe eben wahre Capillaren, nicht solche kolossale Lacunen wie beim Menschen sind, und zweitens, dass sie von den kindlichen Gefässen hier sicher durch die Wand der Schläuche und deren innere Epithelauskleidung getrennt sind. Dieser letztere Umstand erlaubt keinen so unmittelbaren Verkehr beider Blutarten, wie beim Menschen, sondern macht einen Zwischenträger nöthig, d. h. die mütterlichen Gefässe geben ihre für das kindliche Blut bestimmte Zufuhr zunächst in Form eines Secretes ab, welches auf die Innenfläche der Schlauchwandung abgesondert und von hier erst von den Zottengefässen resorbirt wird. Dieser Zwischensaft ist direct als schleimiger, graulich-weisser Ueberzug nachweisbar. Eine ähnliche, nur weniger ausgeprägte Verbindungsart zwischen Mutter und Frucht findet sich auch bei den Schweinen und Einhufern. Bei der zweiten von Weber unterschiedenen Klasse sind mütterliche und kindliche Placenta, wie beim Menschen, fest zu einem gemeinschaftlichen Organ verwachsen, erstere eine vorübergehende Bildung der Uterinschleimhaut, welche, wie beim Menschen, bei der

Geburt vom Uterus losreisst und mit nach aussen entfernt wird. Zu dieser Klasse gehören die **Raubthiere** und **Nager**, nach den an Hund, Katze und Kaninchen von Weber, Sharpey, Bischoff u. A. angestellten genaueren Untersuchungen. Bei dem Hunde sind es evident die Uterindrüsen, in deren Mündungen die Zotten des Chorion eindringen, darin sich ausdehnen, in die erweiterten Drüsenäste sich erstrecken und mit deren Wand überall fest verwachsen; nach der Verwachsung scheint die ursprüngliche Drüsenmembran durch Resorption gänzlich zu schwinden. Das Verhältniss zwischen mütterlichen und kindlichen Gefässen ist hier nach Weber etwas anders, als beim Menschen; die mütterlichen Haargefässe sind zwar durchaus nicht von der kolossalen Art, wie beim Menschen, aber doch dreimal so stark ($^1/_{62}'''$) als die embryonalen, und bilden ein gröberes Netz; die langen Falten und Zipfel der Chorionzotten, welche die Endschlingen der kindlichen Haargefässe tragen, umwachsen nun die mütterlichen Capillaren so dicht, dass diese nach Weber wie die dicken Därme in der Bauchhaut in ein Gefässnetz eingehüllt werden. Aehnlich verhält sich die Placenta der Kaninchen nach Bischoff's Untersuchungen, ähnlich auch die Placenta des Meerschweinchens, obwohl bei diesem noch Manches genauer zu eruiren ist. Beim Meerschweinchen entwickelt sich nämlich an derjenigen Stelle, wo die aus der Nabelblase bestehende äussere Eihaut (s. pag. 1395) dem Embryo gegenüber mit ihrem vegetativen Blatt angewachsen ist, die Uterinschleimhaut zur *placenta materna*, indem an ihrer Oberfläche sich radiär geordnete, höchst gefässreiche zierliche Wülste bilden. Bald darauf kommt die aus dem Embryo herausgewachsene gefässtragende Allantois an der Innenseite der Keimblase an und legt sich gerade in dem Umfange an, welchen äusserlich die *placenta materna* einnimmt. Ist dies geschehen, so schwindet das vegetative Blatt, so weit es die Placenta überzog, so dass nun die Allantois direct deren Ueberzug bildet; unterdessen ist das äusserlich auf dem vegetativen Blatt vom Embryo aus gewachsene Gefässblatt bis zum Rande der Placenta vorgedrungen, so dass letztere von der *vena terminalis* umgränzt wird. Die Gefässe der Allantois werden nun in die mütterliche Placenta hineingebildet, ohne dass Zotten oder Falten als Träger derselben und entsprechende Schläuche oder Falten der Decidua als Aufnahmsapparate nachgewiesen werden können. Sobald die Gefässverbindung hergestellt ist, schwindet die Allantois als Blase und es bleiben nur ihre Gefässe als Brücke zwischen Embryo und Placenta übrig.

[1] Vergl. E H. Weber, *über die Verbindung von Mutter und Frucht bei den verschiedenen Klassen der Säugethiere*, *Vortr. bei der Vers. d. Naturf. zu Bonn* 1835, Froriep's *Not.* 1835, No. 996, pag. 90; *Zusätze zur Lehre u. s. w.* pag. 37; an letzterem Orte ist zugleich eine ausführliche Relation über die Beobachtungen Sharpey's, Eschricht's u. A. zu finden. Vergl. ferner Bischoff's Arbeiten über die verschiedenen Säugethiereier. — [2] Schroeder van der Kolk (*waarnemingen over het maaksel van het menschelijke placenta*, Amsterdam 1851) hat noch ausser den Capillarknäueln im Innern ein zweites zartes Capillarnetz auf der Oberfläche der Zotten, welches aber mit den tieferen in Communication steht, beschrieben; an den feinen Weber'schen Injectionen ist dasselbe nicht wahrzunehmen. S. Ecker, *Ic. Taf.* XXVIII, *Fig.* 4, *n.* — [3] Die Glomeruli der Uterinarterien an ihrer Uebergangsstelle in die *placenta materna* entstehen offenbar durch übermässiges Längswachsthum dieser Arterien, und haben nach Weber den Nutzen, dass sie die Pulswelle schwächen oder vernichten.

§. 310.

Schwangerschaft und Geburt. Wenn wir uns in diesem Schlussparagraphen auf wenige Notizen beschränken, so glauben wir dies damit rechtfertigen zu können, dass eine Physiologie der Schwangerschaft, sofern damit die Lehre von allen durch die Entwicklung eines Eies im Uterus bedingten Lebenserscheinungen des mütterlichen Organismus bezeichnet wird, noch so gut wie gar nicht existirt, die ausführliche Lehre von den Zeichen der Schwangerschaft aber und von der Mechanik der Geburt mit Recht in die Lehrbücher der Geburtshülfe verwiesen worden ist. Die spärlichen Data, welche die physiologische Chemie bis jetzt über den Stoffwechsel im schwangeren Organismus und über den Ernährungsaustausch zwischen Mutter und Embryo zu Tage gefördert hat, verdienen kaum eine Aufzählung; über die physiologischen Ursachen der Geburt, ihres regelmässigen Eintrittes nach bestimmter Dauer der Gravidität, die Mechanik der Uterusthätigkeit dabei, über Bahnen und Centra der Nervenerregung, welche die Arbeit des gebärenden Uterus veranlasst und regulirt, fehlen noch alle brauchbaren Aufschlüsse.

Der Eintritt der Schwangerschaft nach erfolgtem Beischlaf verräth sich nicht unmittelbar durch ein in die Augen fallendes sicheres Zeichen; erst später kann dieselbe aus verschiedenen Umständen mit Bestimmtheit diagnosticirt werden. Das erste Zeichen pflegt das Ausbleiben der Menstrualblutung zu sein, welches daher von den Frauen zur ohngefähren Berechnung des Geburtstermines verwendet wird; eine vollkommen genaue Bestimmung des Momentes der Befruchtung ist auch dann nicht möglich, wenn dem Ausbleiben der Regeln nur ein einziger Coitus vorausgegangen, da, wie wir früher gesehen haben, die Zeit der Eilösung und der Begegnung von Saamen und Ei auf keine Weise genau zu bestimmen ist. Uebrigens kommt es nicht selten vor, dass trotz erfolgter Conception die Menstrualblutung (vielleicht auch die Eilösung) noch einmal oder mehrere Male repetirt. Die Ursache des regelmässigen Aussetzens der Menses während der Gravidität lässt sich nur im Allgemeinen vermuthen; alle Bildungsthätigkeit der Generationsorgane wird nach erfolgter Conception der Ernährung des Embryos zugewendet, nicht aber der Reifung der Eier, obwohl die schon erwähnte enorme Entwicklung der *corpora lutea* in der Schwangerschaft beweist, dass die Ernährung in den Ovarien keineswegs auf ein Minimum reducirt ist. Jedenfalls findet im Uterus während der Eientwicklung ein continuirlicher „Turgor", nicht blos eine periodische Blutüberfüllung statt; dass dieses Blut nicht nach aussen entleert wird, lässt sich teleologisch leicht erklären, nicht mit Bestimmtheit aber physiologisch; wahrscheinlich ist die Umwandlung der Uterinschleimhaut zur Decidua und die Bildung der Placenta die Ursache. Die normale Dauer der Schwangerschaft beträgt 280 Tage oder 10 Mondmonate, es kann jedoch dieser Termin um kurze Zeit überschritten werden (wenn in solchen Fällen

nicht vielleicht eine Befruchtung erst später nach der Begattung erfolgt ist), oder auch die Tragzeit um mehrere Tage, selbst Wochen abgekürzt werden, ohne dass der geborene Embryo bestimmte Merkmale der Ueberreife oder Unreife zeigt. Verfrüht sich die Geburt um einen bis zwei Monate, so ist das Kind zwar lebensfähig, allein, abgesehen von der noch nicht erlangten normalen Körpergrösse, in Bezug auf Ausbildung der einzelnen Organe in mehrfacher Beziehung noch unreif. Viele dieser Mängel werden im Extrauterinleben nur unvollkommen ausgeglichen, um so unvollkommener, je vorzeitiger die Geburt. Die Momente, welche in letzter Instanz das Ende der Schwangerschaft bestimmen, den Anstoss zu den Geburtscontractionen des Uterus geben, sind uns noch unbekannt; wenn man annimmt, dass die Geburtsthätigkeit hervorgerufen wird, sobald sich der Uterus zum zehnten Male zur Menstruation vorbereitet, so ist damit nichts erklärt. Die Geburt wird bewerkstelligt durch periodische Contractionen der Muskelwände des Uterus; die schmerzhaften Empfindungen, welche mit dieser Muskelthätigkeit verknüpft sind, werden Wehen genannt. Die allseitige Zusammenziehung der in verschiedener Richtung verlaufenden Muskellagen strebt das Lumen des Uterus zu verkleinern, drängt daher dessen Inhalt nach der Stelle, an welcher der geringste Widerstand geleistet wird. Der Mutterhals verkürzt sich, der Muttermund erweitert sich durch das dagegen gepresste Ei, die Eihäute (*decidua reflexa*, Chorion und Amnion) der vorliegenden Parthie werden in Form einer vom *liquor amnios* prall gespannten Blase in den Muttermund eingezwängt, und dadurch dem nachrückenden Kindestheil, in der grössten Mehrzahl der Fälle dem Hinterhaupt des Embryo, die Bahn gebrochen. Darauf platzt das Ei, der *liquor amnios* fliesst ab, und nun wird der Kopf selbst durch den Muttermund in die Scheide eingepresst, und endlich durch die Schaamspalte herausgedrängt; der übrige Körper folgt rasch nach. Die genaue Beschreibung der Geburtsstellungen des Kindes und seiner einzelnen Theile, der Drehungen, welche während des Durchgleitens durch die Scheide eintreten, überlassen wir der Geburtshülfe. Nachdem das Kind ausgestossen und die vorher durch dasselbe vom Muttermund abgesperrte Menge des Fruchtwassers nachgeflossen ist, fährt der Uterus in seinen Contractionen und der dadurch bedingten Verkleinerung fort; die nothwendige Folge davon ist die Losreissung der sich nicht verkleinernden Placenta von ihrer Anheftung an der Gebärmutterwand und ihre Ausstossung mit den anhaftenden Eihäuten. Die hierbei stattfindende Zerreissung sämmtlicher aus der Muskelhaut in die *placenta materna* führenden Gefässe bedingt einen Bluterguss, welcher indessen durch die fortschreitende Zusammenziehung der Uteruswände gestillt wird, andererseits aber auch selbst die weitere Verkleinerung der Masse derselben begünstigt. Nach beendeter Entleerung seines Inhaltes heilt der verwundete, seiner Schleimhaut beraubte Uterus unter einer längere Zeit anhaltenden, erst blutigen, später eitrigen, endlich serösen Aussonderung (Lochien, Wochenbettreinigung), während seine Schleimhaut sich regenerirt.

In seltenen Ausnahmsfällen bildet die Uterushöhle nicht die Ent-

Bayerische Staatsbibliothek MÜNCHEN

wicklungsstätte des Eies, sondern entweder die Tuben, oder das Ovarium, oder irgend eine Stelle der Bauchhöhle, je nachdem das Eichen auf seinem Wege zum Uterus in den Tuben durch irgend welche Momente aufgehalten wird, oder bei der Berstung des Follikels abnormer Weise nicht mit herausgespült, wohl aber von dem zum Ovarium vorgedrungenen Saamen befruchtet wird, oder endlich seinen Weg verfehlt, sich in die Bauchhöhle verirrt. Wunderbar ist in diesen Fällen weniger die Verirrung oder das Steckenbleiben des Eichens, als dass dasselbe trotz der fehlenden, nur im Uterus vollkommen vorhandenen Bedingungen seiner Entwicklung, unter Herstellung mehr weniger vollkommener Pseudoplacenten ernährt und ausgebildet wird. Die günstigsten Verhältnisse bietet begreiflicherweise noch die Tuba. Eine genauere Betrachtung der verschiedenen Arten der Extrauterinschwangerschaft gehört in die Pathologie.

Kommen mehrere Eichen gleichzeitig zur Entwicklung (Zwillings-, Drillingsschwangerschaft u. s. w.), so sind dies jedenfalls unter allen Umständen gleichzeitig durch dieselbe Menstruation gelöste und gleichzeitig befruchtete Eichen. Die ältere Annahme einer sogenannten Ueberfruchtung, *superfoetatio*, d. h. der nachträglichen Befruchtung eines zweiten später gelösten Eichens, nachdem ein früheres bereits im Uterus seine Entwicklung begonnen hat, ist jedenfalls irrig.

Bayerische Staatsbibliothek MÜNCHEN

REGISTER.

A.

Abducens II. 979.
Aberration, sphärische II. 781.
„ chromatische II. 784.
Abklingen der Farben II. 826.
Abschnürung des Embryo II. 1387.
Absorption der Lichtstrahlen II. 804.
Abweichung s. Aberration.
Acarus folliculorum I. 373.
Accessorius WILLISII II. 986.
Accommodation II. 745.
Accommodationslinie II. 753.
Accommodationsmechanismus II. 766.
Accommodationsveränderungen II. 757, 775.
Achse, optische II. 729.
Achsencylinder I. 415, II. 897.
Achsenstrom I. 49.
Acupunctur des Herzens II. 1001.
Acusticus I. 644, II. 976.
Adaption s. Accommodation.
Aderfigur II. 798, 882.
Akustik, physiol. I. 650.
Albumen II. 1268.
Albumin I. 30, 257, II. 1238, 1305.
Albuminate, Verdauung I. 183, 200, 207, 220.
Albuminate, Resorption I. 233.
Algen, Befruchtung II. 1355.
Allantoin II. 1401.
Allantois II. 1400.
Alt II. 1167.
Alternative, VOLTA'sche I. 487.
Amboss I. 660.
Ameisensäure im Schweiss I. 369.
Ammenerzeugung II, 1321.
Amnion II. 1389.
Amnionwasser II. 1410.
Ampullen I. 644.
Amylum s. Stärkmehl.
Animale Muskeln I. 510, 540.
Anpassung s. Accommodation.
Ansatzrohr der Zungenwerke II. 1142.
Anspruchsrohr d. Zungenwerke II. 1142.
Antlitznerv I. 160, II. 983.
Aphiden, Zeugung II. 1321.
Arbeitstheilung II. 1209.
Arterien, Bau I. 41.
„ Abhängigkeit von Nerven II. 965, 1048.
Arteriae helicinae I. 45, II. 1307.
„ omphalomesentericae II. 1394.
Arterienherz, accessorisches II. 1051.
Ascariden, Befruchtung II. 1337, 1344, 1354.
Ascariden, Eier II. 1234.
„ Saamen II. 1299.
Athemzüge I. 286.
Athmung im Allgemeinen I. 272.
Athmungsbewegungen I. 279.
Athmungsdruck I. 290.
Athmungsgeräusche I. 285.
Athmungsritze II. 1134.
Aufbau des Embryo II. 1381.
Aufnahme der Eier in den Eileiter II. 1267.
Aufrechtsehen II. 852.
Aufsaugung im Darme I. 231.
Auge, schematisches II. 734.
Augenbewegungen II. 852, 859, 862.
Augenbewegungsnerv II. 978.
Augenspiegel II. 742.
Aura seminalis II. 1333, 1335.
Ausathmen s. Exspiration.
Ausstrahlung s. Irradiation.
Automatie des Rückenmarkes I. 966.

B.

Balken II. 1014.
Bariton II. 1167.
Bass II. 1167.
Bauchplatten II. 1384.
Bauchpresse I. 231.
Bauchspeichel I. 175, 218.
Bauchspeicheldrüse I. 156.
Becken, mechan. Eigenschaften II. 1092.
,, geschl. Beziehungen II. 1245.
Befruchtung, Bedingungen II. 1335.
,, Ort II. 1351.
,, der Pflanzen II. 1355.
,, Wesen II. 1345.
Begattung II. 1332.
Begattungsorgane, männliche II. 1306.
,, weibliche II. 1244.
,, Entstehung II. 1316.
Beinerv II. 986.
Belladonna, Einfluss auf Iris II. 791.
Bell'scher Lehrsatz II. 987.
Bewegung des Darmes I. 230, II. 1047.
,, des Kehlkopfes II. 1130.
,, des Kopfes II. 1084.
,, des Magens I. 205.
,, d. oberen Extremitäten II. 1085.
,, d. unteren Extremität. II. 1091.
,, des Rumpfes II. 1079.
Bewegungsfasern des Hirns II. 1002.
,, d. Rückenmarks II. 920.
,, d. Sympathicus II. 1044.
Bienen, Fruchtbarkeit II. 1245.
,, Parthenogenesis II. 1321.
Bildungsbläschen d. Saamenfäden II. 1291.
Bildungsdotter II. 1218.
Bildungshemmungen II. 1317.
Bilifulvin I. 175.
Biliverdin I. 170.
Bindehaut II. 714.
Blatt animales (seröses) II. 1377.
,, vegetatives (Schleim-) II. 1377.
,, Gefässblatt II. 1395.
Blattläuse, Generationswechsel II. 1321.
Blendungsmittel im Auge II. 782.
Blinddarm, Verdauung I. 224.
Blut I. 3.
Blutdruck I. 84.
Blutfarbe I. 14.
Blutgerinnung I. 13, 17.
Blutharnen nach Nervendurchschneidung II. 1058.
Blutkörperchen, farbige I. 6, 9, 16, 23, 105, 120, 132, 135.
Blutkörperchen, farblose I. 12.
Blutkrystallisation I. 20.
Blutkuchen I. 18.
Blutmenge I. 4.
Blutströmung I. 77.
,, Einfluss auf Iris II. 788.
Blutveränderung in Blutdrüsen I. 90.
,, durch Athmen I. 314.
Blutwelle I. 72.
Brennpunkte II. 730.
Brillen II. 756.
Brücke II. 930, 933, 1009.
Brunst II. 1252.
Brustdrüse s. Milchdrüse.
Brusttöne II. 1163.
Brustwarze I. 333.
Buttersäure I. 225, 369.

C.

Capacität der Lungen I. 288.
Cardinalvenen II. 1402.
Casein I. 31, 334, II. 1238.
Castoreum I. 373.
Centralkanal des Rückenmarks II. 894.
Centralorgane des Nervensystems II. 891.
Cerebellum s. Kleinhirn.
Cerebrum s. Gehirn u. Grosshirn.
Chalazen II. 1268.
Chiasma der Sehnerven II. 975.
Chininlösung, Fluorescenz II. 805.
Cholepyrrhin I. 117.
Cholesterin I. 169.
Choloidinsäure I. 170.
Cholsäure I. 170.
Chorda dorsalis II. 1383.
Chorda tympani II. 983.
Chorion II. 1390, 1408.
Chromasie des Auges II. 784.
Chylus I. 248.
Chylusbewegung I. 268.
Chylusgefässe d. Darmes I. 54, 236, 263.
Chyluskörperchen I. 253.
Chymus I. 199.
Cilien II. 1069.
Circulation s. Kreislauf.
Clitoris II. 1307.
Colostrum I. 334.
Commissur des Gehirns II. 971, 1014.
,, ,, Rückenmarks II. 902, 904.
Complementärfarben II. 809.
Coni vasculosi II. 1284, 1315.
Conjunctiva II. 714.
Consonanten II. 1176.
Contacttheorie der Befruchtung II. 1347.
Contraction der Muskeln I. 541.
Contrastfarben II. 816.
Cornea II. 713, 723.
Corpora quadrigemina II. 974.
Corpuscula amylacea I. 378.
Corpus callosum II. 1014.
,, cavernosum II. 1306.
,, ciliare II. 719.
,, Highmori II. 1289.
,, luteum II. 1258.
,, olivare II. 979.
,, restiforme II. 979.
,, striatum II. 1005.

Corpus vitreum II. 716, 726.
Cranioscopie II. 1019.
Cruor I. 18.
Crusta inflammatoria I. 18.
Cumulus proligerus II. 1229.

D.

Darm, Bildung im Embryo II. 1396.
Darm, Structur I. 146.
Darmrinne II. 1396.
Darmsaft I. 176, 220.
Dauer des Gesichtseindruckes II. 823.
,, ,, Tasteindruckes I. 595.
Decidua II. 1405.
Descensus testiculorum II. 1317.
Diabetes II. 1023.
Dickdarm I. 155.
Dickdarmverdauung I. 228.
Dioptrik des Auges II. 728.
Diphthonge II. 1176.
Diplopie II. 778.
Discus proligerus II. 1258.
Dispersion, epipolische II. 805.
Doppelbilder II. 749, 865.
Doppeltsehen mit einem Auge II. 778.
,, mit zwei Augen II. 865.
Dotter II. 1212, 1238.
Dotterfette II. 1240.
Dotterkern II. 1232.
Dotterplättchen II. 1220, 1239.
Dotter, Rotation II. 1338, 1371.
Dotterzellen II. 1217.
Druckfigur II. 866.
Drucksinn I. 590.
Drüsenende des vas deferens II. 1290.
Dualismus des Geschlechts II. 1208.
Ductuli recti II. 1289.
Ductus vitello-intestinalis II. 1397.
Dünndarm I. 152.
Dünndarmgase I. 224.
Dünndarmverdauung I. 222.
Durst I. 612.
Dyslysin I. 170.

E.

Ei II. 1211, 1236.
Eileiter s. Tuba.
Eilösung, periodische II. 1251, 1256, 1352.
Eillauf II. 1123.
Einathmen s. Inspiration.
Eindringen d. Saamenfäden in's Ei II. 1336.
Einfachsehen II. 864.
Eintrittsstelle des Sehnerven II. 795, 838.
Eischaale II. 1269.
Eiweiss s. Albumin.
Ejaculation des Saamens II. 1333.
Elasticität der Muskeln I. 545.
Elektrotonus I. 444.
,, secundärer I. 454.
Ellenbogengelenk II. 1087.
Embryo, Anlage des II. 1381.
Embryosack II. 1226, 1229.
Empfindungsfasern des Gehirns II. 1002.
,, des Rückenmarks II. 920.
Empfindungskreise der Haut I. 604.
Empfindungsnerven im Allgem. I. 570.
Empfindungsvermögen des Sympathicus, II. 1041.
Empusa muscae II. 1191.
Endochorion II. 1402.
Entfernung, Sehen II. 861.
Enthauptung II. 936.
Enthirnung II. 936.
Entoptische Wahrnehmungen II. 882.
Entwicklung des Eies II. 1356.
Entzündungskruste I. 18.
Ependymfaden des Rückenmarks II. 895.
Epiglottis II. 1138.
Epithel des Darmes I. 152, 237, II. 1067.
Erection des Penis II. 1307.
,, der Tuba II. 1267.
Ernährung I. 381.
,, Abhängigkeit von den Nerven II. 982, 999, 1056.
Erregbarkeit der Nerven I. 478.
Erregungsbahnen im Rückenmark II. 915.
Erregungszustand der Nerven I. 455, 489, 500.
Excimotorische Fasern II. 906, 958.
Excremente I. 228.
Exochorion II. 1402.
Exspiration I. 283.
Exspirationsdruck I. 292.
Exspirationsluft I. 302.

F.

Facialis I. 160, II. 983.
Falsetttöne II. 1163.
Farbenempfindungen II. 801.
Farben, inducirte II. 818.
Fasern, MUELLER'sche II. 709.
Faserstoff I. 13, 17, 29.
Faserstoffschollen I. 14.
Faserzellen, contractile I. 516, 565.
Faserzüge des Gehirns II. 971.
Fenestra ovalis u. rotunda I. 662.
Fernpunkt II. 754.
Fette, Resorption I. 236.
,, Verdauung I. 217, 219.
Fibrin s. Faserstoff.
Fischei, II. 1221.
Fisteltöne II. 1163.
Fleck, blinder, MARIOTTE'scher II. 795, 838.
Fleck, gelber II. 707, 848, 886.

Fleischfresser, Stoffwechsel I. 385.
Flimmerbewegung II. 1066.
Flimmerepithel II. 1060.
Flüstersprache II. 1171.
Focalebenen II. 730.
Follikel des Darmes I. 154.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung I. 487.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle I. 74.
Fovea cardiaca II. 1388.
Froschei II. 1220, 1339, 1363.
Froschstrom I. 523.
Fruchtbarkeit II. 1199.
Fruchthof II. 1374.
Fruchtwasser II. 1410.
Furchungsprocess II. 1298, 1359.

G.

Gähnen I. 293.
Galle I. 168, 214.
Gallenfarbstoff I. 170.
Gallenkreislauf, intermediärer I. 387.
Gallenmenge I. 173.
Gang der Lichtstrahlen im Auge II. 728.
Ganglien des Glossopharyngeus II. 985.
,, ,, Herzens II. 990.
Gangliennervensystem II. 1026.
Ganglienzellen, Bau I. 418.
,, des Gehirns II. 968.
,, ,, Gehörorgans I. 644.
,, der Retina II. 705.
,, des Rückenmarks II. 896.
,, des Sympathicus II. 1030.
Ganglion Gasseri II. 979.
Gangliospinale Fasern II. 1054.
Gangliosympathische Fasern II. 1054.
Gartner'sche Kanäle II. 1315.
Gase des Blutes I. 26.
Gaswechsel in den Lungen I. 305, 310.
Geburt II. 1418.
Gefässblatt II. 1395.
Gefässsystem I. 36, 39.
Gefühlssinn I. 576.
Gehen II. 1108.
Gehirn II. 968.
Gehörgang, äusserer I. 655.
Gehörknöchelchen I. 660.
Gehörorgane I. 643.
Gehörsempfindungen II. 685, 693.
Gehörssinn im Allgemeinen I. 639.
Gemeingefühl I. 611.
Generatio aequivoca II. 1188.
Generationswechsel II. 1321.
Geräusche I. 691.
,, der Sprache II. 1171.
Gerinnung des Blutes I. 13, 17.
,, ,, Nervenmarks I. 416.
Geruchsempfindungen I. 633.
Geruchsorgane I. 631.
Geruchssinn im Allgemeinen I. 630.
Gesang II. 1168.
Geschlechter II. 1206.
Geschlechtsleben, männliches II. 1318.
,, weibliches II. 1246.
Geschlechtsorgane, Entstehung im Embryo II. 1313.
Geschlechtsreife II. 1247, 1318.
Geschlechtstrieb II. 1021, 1328.
Geschmacksempfindungen I. 625.
Geschmacksorgane I. 620.
Geschmackssinn im Allgemeinen I. 619.
Gesichtsempfindungen II. 801.
Gesichtsorgane II. 701.
Gesichtssinn im Allgemeinen II. 697.
Giesskannenknorpel II. 1134.
Glaskörper II. 716, 726.
Glied, männliches II. 1306.
Globulin II. 716.
Glomeruli renales I. 346.
Glossopharyngeus I. 622, II. 982, 984.
Glycin I. 169.
Glycocholsäure I. 169.
Graaf'scher Follikel II. 1229.
Gränzmembran II. 707.
Gränzstrang II. 1026.
Graue Nervenfasern II. 1029.
Grösse, Sehen II. 857.
Grosshirnlappen II. 1006.
Grosshirnschenkel II. 1003, 1009.
Gubernaculum Hunteri II. 1317.
Gurgeln I. 293.

H.

Habenula denticulata I. 646.
,, perforata I. 648.
,, sulcata I. 646.
Hämatin I. 24.
Hämatoidin I. 27, II. 1259.
Hämatokrystallin I. 24.
Hämadynamometer I. 85.
Hagelschnüre II. 1268.
Hahnentritt II. 1217.
Hammer I. 662.
Hammermuskel s. tensor tympani.
Handgelenke II. 1088.
Harn I. 344.
Harngährung I. 349.
Harnkanälchen I. 346.
Harnsack s. Allantois.
Harnsäure I. 31, 351.
Harnsecretion I. 355, 361.
Harnsedimente I. 349.
Harnstoff I. 31, 351.
Hauchen I. 293.
Hauptpunkte II. 730.
Haut I. 581.
,, Descemet'sche oder Desmours'sche II. 714.

Haut, hinfällige II. 1405, 1413.
,, Jacob'sche II. 702.
Hautabsonderung I. 365.
Hauttalg I. 373.
Hemisphären d. grossen Gehirns II. 1013.
Hemmungsbildungen d. Genitalien II. 1317.
Hemmungsnerven II. 953, 988, 1047, 1310.
Hermaphroditismus II. 1210, 1318.
Herumschweifender Nerv II. 986.
Herz, Anlage im Embryo II. 1393.
Herzbewegung I. 55.
,, Abhängigkeit von Nerven II. 988.
Herzschlag I. 56.
Herzstoss I. 61.
Herztöne I. 63.
Hippursäure I. 31, 351.
Hirnblasen II. 1384.
Hirnhöhle, vierte II. 1023.
Hirnnerven II. 972.
Hirnstiele II. 1014.
Hoden II. 1288.
Hodensack II. 1317.
Hörnerv II. 976.
Hornhaut II. 713, 723, 735.
Horopter II. 867.
Hüftgelenk II. 1093.
Hülle, seröse II. 1390.
Humor aqueus II. 714, 724.
Husten I. 293.
Hydrops nach Zerstörung des Markes II. 1060.
Hymen II. 1332.
Hypoglossus II. 999.
Hypospadia II. 1317.

I.

Jacob'sche Haut II. 702.
Identische Netzhautpunkte II. 865.
Inanition I. 400.
Induction der Farben II. 818.
Inosit I. 340.
Inspiration I. 282.
Inspirationsdruck I. 291.
Inspirationsluft I. 302.
Inspirationsmuskeln, Nerveneinfluss II. 995.
Intercellularflüssigkeit des Blutes I. 29.
Iris II. 718, 782, 787.
Irradiation II. 769.
Irradiationsgesetze II. 778.

K.

Käseschleim I. 373.
Kalkschaale der Vogeleier II. 1269.
Kammerwasser II. 714, 724.
Kanäle, halbzirkelförmige I. 682.
Kanal, Schlemm'scher II. 714.
Kaninchenei, Befruchtung II. 1340.
Kaninchenei, Entwicklung II. 1374, 1381, 1389, 1392, 1397, 1400.
Katamenien II. 1252.
Katoptrik des Auges II. 737.
Kauen I. 193.
Kehldeckel II. 1138.
Kehlkopf II. 1129.
Kehlkopf, Akustik II. 1153.
Kehlkopfmuskeln II. 1131.
Keimbläschen II. 1216, 1223, 1360.
Keimblase II. 1373.
Keimblätter II. 1377.
Keimdrüse s. Hoden u. Ovarium.
Keimhügel II. 1229.
Keimzelle, männliche II. 1297.
Kiemen I. 274.
Kiemenfortsätze, Kiemenbogen II. 1398.
Klang I. 688.
Kleinhirn II. 1019.
Kleinhirnschenkel II. 1009.
Kniegelenk II. 1095.
Kniehöcker II. 974.
Knotenpunkte II. 730.
Körnerschicht der Retina II. 704.
Körper, gelber II. 1258.
,, Wolff'scher II. 1314.
Kohlensäure, exspirirte I. 302, 305.
Kopfkappe II. 1388.
Kothentleerung I. 230.
Kraft der Muskeln I. 559.
Kreatin I. 31, 341, 351.
Kreatinin I. 31, 341, 351.
Kreislauf des Blutes I. 47.
,, ,, ,, Einfluss auf Respiration I. 293.
,, ,, ,, Geschwindigkeit I. 51.
,, ,, ,, Mechanik I. 65.
Kreuzung der motorischen und sensibeln Fasern im Rückenmark II. 927.
Kreuzung, vordere, im Rückenmark II. 895.
Kreuzungspunkte der Richtungslinien II. 730.
Krystallin II. 716.
Krystalllinse II. 715, 725, 761.
Kurzsichtigkeit II. 755.

L.

Labdrüsen I. 149.
Labyrinth, Schallleitung I. 679.
Lachen I. 293.
Laufen II. 1121.
Laute II. 1171.
Leber, Bau I. 96.
Leberinseln I. 98.
Lebervenenblut I. 101.
Leberzellen I. 98.
Lecithin II. 1240.
Lederhaut des Eies s. Chorion.
Leitband s. Gubernaculum.
Leitung, isolirte im Nerven I. 493.

Leitung, doppelsinnige im Nerven I. 497.
Lichtempfindung II. 801, 833.
Lichtwelle und Sehnerv II. 793.
LIEBERKUEHN'sche Drüsen I. 153.
Ligamentum ciliare II. 719.
Linsenfasern II. 715.
Linsenkapsel II. 716.
Lippenlaute II. 1177.
Liquor amnios II. 1408.
Localzeichen d. Tastempfindungen I. 601.
Locus coeruleus II. 976.
Lucina sine concubitu II. 1320.
Lungen I. 276.
Luxusconsumtion I. 387.
Lymphe I. 248, 260, 268.
Lymphdrüsen I. 264.
Lymphherzen, Abhängigkeit vom Mark II. 967.

M.

Magen I. 149.
Magendrüsen I. 149.
Magenfistel I. 167.
Magengase I. 213.
Magensaft I. 162, 165, 200.
Magenverdauung I. 199.
MALPIGHI'sche Bläschen I. 110.
,, Pyramiden I. 346.
Mandeln I. 148.
Manège-Bewegung s. Reitbahnbewegung.
Mark, verlängertes s. Medulla oblongata.
Mauser der Stimme II. 1167.
Mechanik d. oberen Extremitäten II. 1085.
,, ,, unteren ,, II. 1091.
,, des Kehlkopfes II. 1129.
,, ,, Rumpfes II. 1079.
MECKEL'scher Fortsatz II. 1399.
Medulla oblongata II. 952, 988, 996, 1009, 1022.
Medulla spinalis s. Rückenmark.
Medullarrohr II. 1382.
Meerschweinchenei II. 1376, 1378, 1385, 1388, 1391, 1395, 1401.
Membrana decidua II. 1269.
,, granulosa II. 1229.
,, hyaloidea II. 716.
,, limitans II. 707.
Menses II. 1252.
Menstruation II. 1252.
Menstruationsblut II. 1254.
Mesorchium II. 1317.
Metacetonsäure im Schweiss I. 369.
Mikropyle II. 1215, 1222, 1224.
Milch I. 333.
Milchdrüsen I. 332.
Milchkügelchen I. 333.
Milchsäure im Darm I. 225.
,, ,, Harn I. 351.
,, ,, Magensaft I. 163.
,, ,, Muskelsaft I. 340.
Milz I. 108, 120.
Milzbläschen I. 110.
Milzpulpa I. 108, 115.
Milzvenenblut I. 117.
Mischfarben I. 807.
Mitbewegung II. 934.
Mitempfindung II. 934.
MORGAGNI'sche Ventrikel II. 1161.
Mouches volantes II. 888.
MUELLER'sche Fasern II. 709.
MUELLER'scher Gang II. 1314.
Multiplicator I. 434.
Mundhöhle I. 146.
Mundsaft I. 157.
Mundschleim I. 157.
Mundstück der Zungenwerke II. 1141.
Muskeln, quergestreifte I. 510.
,, glatte I. 516.
Muskelelektricität I. 519, 547.
Muskelfibrin I. 519.
Muskelreizbarkeit I. 527.
Muskelsaft I. 340.
Muskelsinn I. 593, 602, 613, II. 854, 859, 862.
Muskelthätigkeit I. 527, 538, 569.
Muskeltonus II. 966, 1048.
Musculus stapedius I. 667.
Mutiren der Stimme II. 1167.
Mutterkuchen II. 1411.
Myelin II. 1305.

N.

Nabelblase II. 1397.
Nabelblasenarterien u. Venen II. 1394.
Nabelstrang II. 1409.
Nachbilder II. 825.
Nachgeschmack I. 628.
Nahepunkt II. 759.
Nahrungsdotter II. 1218.
Nahrungsmittel I. 188.
Nahrungsstoffe I. 183.
Narkose II. 936.
Nebeneierstock II. 1315.
Nebenhoden II. 1289, 1315.
Nebennieren I. 130.
Nerven, d. einzelnen, s. d. Specialnamen.
Nervenelektricität I. 430.
Nervenerregung s. Erregung.
Nervenfasern I. 415, 421, 425.
,, graue, gangliöse I. 417.
,, marklose I. 417.
Nervenfunctionen im Allgemeinen I. 409.
Nervenmark I. 415.
Nervenstrom I. 434, 438, 455.
Netzhaut II. 701.
Niederhocken II. 1121.
Niedersitzen II. 1121.
Nieren I. 293.
Niessen I. 345.
Noeud vital II. 997.
Nutzeffect der Muskeln I. 562.

O.

Oberkieferfortsatz II. 1399.
Oculomotorius II. 789, 977.
Oedogonium II. 1355.
Oeffnungszuckung I. 465, 468.
Ohr, äusseres I. 652.
Ohrenschmalz I. 374, 656.
Ohrenschmalzdrüsen I. 368.
OKEN'sche Körper II. 1314.
Olfactorius I. 631, II. 973.
Oliven II. 979.
Ophthalmometer II. 775.
Ophthalmoskop II. 764.
Opium II. 954.
Opticus II. 705, 974.
Optik, physiol. II. 720.
Optometer II. 755.
Ortssinn der Haut I. 600.
Otolithen I. 645, 681.
Ovarium II. 1229.
Oxydationsprocess I. 317.

P.

Pankreas I. 156.
Pankreatischer Saft I. 175, 219.
Parenchymsäfte I. 338.
Parovarium II. 1315.
Parthenogenesis II. 1194, 1320.
Paukenhöhle I. 678.
Pendelschwingungen des Beines II. 1108.
Penis II. 1306, 1317.
Pepsin I. 164.
Peptone I. 201, 233.
Periode II. 1252.
Periodicität der Brunst II. 1255, 1262.
Peristaltische Bewegungen II. 1044, 1047.
Perlschnüre II. 888.
PEYER'sche Drüsen I. 154.
Pflanzenfresser, Stoffwechsel I. 391.
Pfortaderblut I. 101.
Phrenologie II. 1019
Piqûre II. 1023.
Placenta II. 1411.
Plasma des Blutes I. 6, 13, 29.
Pneumatometer I. 291.
Point vital II. 997.
Pollenschlauch II. 1302.
Pons Varoli II. 930, 933, 1009.
Porenkanäle des Cylinderepithels II. 1067.
,, ,, Eies II. 1221.
Primitivfasern der Muskeln I. 513.
,, ,, Nerven I. 414.
Primitivrinne II. 1382.
Primordialfollikel II. 1231.
Primordialnieren II. 1314.
Processus ciliares II. 719.
,, vaginalis II. 1317.
,, vermiformis I. 224.
Proteindeutoxyd I. 23, II. 1304.
Ptyalin I. 158.
Pubertät II. 1247, 1318.
Puls I. 72.
Pupille s. Iris.

Q.

Querleitung der Nerven I. 495, II. 955.

R.

Rachenlaute II. 1180.
Radialfasern II. 709.
Räuspern I. 293.
Ramus communicans II. 1032.
Randstrahlen II. 782.
Reflexbewegung II. 934, 992.
Reflexempfindung II. 934.
Reflexfasern II. 906, 958.
Reflexgesetze II. 951.
Reflexirradiation II. 951.
Reflexmotorische Fasern II. 960.
Reflexvermögen des Sympathicus II. 1045.
Regeln II. 1252.
Regenbogenhaut s. Iris.
Register der Stimme II. 1163.
Rehei II. 1376, 1391, 1401.
Reinigung, monatliche II. 1252.
Reitbahnbewegung II. 1008.
Reizung der Nerven, chemische I. 472.
,, ,, ,, elektrische I. 465.
,, ,, ,, mechanische I. 477.
,, ,, ,, thermische I. 476.
REMAK'sche Fasern I. 417.
Resonanz im Labyrinth I. 680.
,, ,, Stimmorgan II. 1161.
,, des Trommelfells I. 671.
Resorption im Darm I. 231.
Respiration I. 272, 299, II. 995.
Respirationsmechanik I. 279.
Respirationsorgane I. 273.
Rete vasculosum II. 1289.
Retina II. 701.
Revolution des Weibes II. 1271.
Rhodankalium I. 158.
Rhythmus der Athembewegungen I. 286, II. 996.
Rhythmus d. Herzbewegung I. 56, II. 992.
Richtung, Hören I. 681, 695.
,, Sehen II. 852.
Richtungsbläschen II. 1361.
Riechnerv II. 973.
Rigor mortis I. 533.
Rindensubstanz der Grosshirnlappen II. 1006.
Rollnerv II. 978.
ROSENMUELLER'sches Organ II. 1315.
Rückenfurche II. 1387.
Rückenmark II. 893.

Rückenmark, Einfluss auf Arterien II. 965, 1050.
Rückenmark, Einfluss auf Lympherzen, II. 967.
Rückenmark, Einfluss auf Pupille II. 790, 964.
Rückenmarksnerven II. 963.
Rückenmarksseele II. 937.
Rückenmarkswurzeln II. 893, 917.
Rückenplatten II. 1384.
Rückensaite II. 1383.
Rumpfhöhle, Bildung II. 1387.
Ruthe, männliche II. 1306.

S.

Saamen II. 1273, 1288, 1303.
Saamenblasen II. 1290.
Saamenfäden II. 1273.
,, der Kryptogamen II. 1302.
,, Bewegung II. 1277.
,, Eindringen in's Ei II. 1336.
,, Veränderungen im Ei II. 1344.
Saamenkanälchen II. 1289.
Saamenkörperchen s. Saamenfäden.
Saamenleiter s. Vas deferens.
Sackträgerschmetterlinge II. 1325.
Salze des Blutes I. 25.
,, ,, Harnes I. 352.
,, Resorption I. 246.
Salzsäure im Magensaft I. 163.
Sarkolemm I. 513.
Saugen I. 292.
Schaamlippen II. 1317.
Schafhaut II. 1389, 1408.
Schafwasser II. 1408.
Schalenhaut des Vogeleies II. 1269.
Schärfe des Sehens II. 844.
Schatten, farbige II. 817.
Scheide II. 1315.
SCHEINER'scher Versuch II. 749.
Schichtung der Krystalllinse II. 783.
Schilddrüse I. 129.
Schleim I. 375.
Schleimblatt s. Keimblatt.
Schleimkörperchen I. 376.
Schleimstoff I. 376.
Schliessungszuckung I. 465, 468.
Schlingen I. 197.
Schluchzen I. 292.
Schlürfen I. 292.
Schmecken s. Geschmack.
Schmerz I. 615.
Schnarchen I. 292.
Schnecke I. 645.
Schnopern I. 292, 633.
Schnüffeln I. 292.
Schultergelenk II. 1086.
Schwärmsporen II. 1355.
Schwangerschaft II. 1418.
Schwanzkappe II. 1388.
Schwefelcyankalium I. 156.
Schweiss I. 368.
Schweissdrüse I. 366.
Schwellkörper II. 1306.
Schwerpunkt des Körpers II. 1103.
Seele II. 937, 1015.
Sehhügel II. 975, 1005, 1009.
Sehnerv II. 793, 974.
Sehweite II. 755.
Sehwinkel II. 857.
Seidenspinner II. 1326.
Seitenstränge II. 894.
Semicanalis spiralis I. 646.
Sensorium im Rückenmark II. 937.
Serum I. 18, 257.
Seufzen I. 292.
Sinnesnerven im Allgemeinen I. 570.
Sinus rhomboideus II. 1384.
Smegma praeputii I. 374.
Sopran II. 1171.
Speckhaut I. 18.
Spectrum II. 805.
Speichel I. 157, 194.
Speicheldrüsen I. 148.
Speichelstoff I. 158.
Speiseröhre I. 149.
Sperma s. Saamen.
Spermatin II. 1305.
Spermatozoen s. Saamenfäden.
Spiegelung im Auge II. 737.
Spinalganglien II. 1030.
Spinalnerven II. 963, 1002.
Splanchnicus II. 1047.
Sprache II. 1171.
Sprunglauf II. 1123.
Stäbchen der Retina II. 702, 794.
Stärkmehl, Verdauung I. 194, 219, 221.
Stehen II. 1102.
Steifung s. Erection.
Steigbügel I. 660.
Stereoskopie II. 878.
Stickstoff, Ausscheidung I. 394.
Stimme II. 1125.
Stimmbänder II. 1130, 1155, 1161.
Stimmkasten II. 1129.
Stimmlage II. 1166.
Stimmorgan II. 1126.
Stimmritze II. 1130, 1134, 1158.
Stimmumfang II. 1167.
Stoffwechsel im Allgemeinen I. 1.
,, ,, Speciellen I. 381.
Stottern II. 1182.
Strahlen, chemische, unsichtbare II. 804.
,, überviolette II. 807.
Strahlenzellen II. 1276.
Streifenhügel II. 1005, 1009.
Strychnin II. 954.
Substantia ferruginea II. 969.
Substanz, weisse und graue II. 893, 969.
Sulze, WHARTON'sche II. 1409.

Sympathicus II. 1026.
Sympathicus, Einfluss auf Ernährung, II. 1056.
Sympathicus, Einfluss auf Gefässe II. 1048.
,, ,, ,, Herz II. 1062.
,, ,, ,, Pupille II. 790.
Syntonin I. 518.
Systole I. 56.

T.

Talgdrüsen I. 372.
Tastempfindungen I. 576, 588.
Tastkörperchen I. 582.
Tastorgane I. 580.
Tastsinn I. 576.
Taurin I. 169.
Taurocholsäure I. 169.
Temperatur, Abhängigkeit von Nerven II. 1048.
Temperatursinn I. 597.
Tenor II. 1167.
Tensor chorioideae II. 719, 776.
,, tympani I. 667.
Tetanus I. 539.
Thränen I. 378.
Thymusdrüse I. 126.
Todtenstarre I. 533.
Tonempfindungen I. 686.
Tonsillen s. Mandeln.
Tonus der Muskeln II. 966, 1048, 1308.
Trachea I. 274.
Tractus olfactorius II. 973.
,, opticus II. 974.
Transsudate, seröse I. 343.
Trigeminus II. 979.
Trochlearis II. 978.
Trommelfell I. 657.
Trompete, Eustach'sche I. 667.
,, Fallopi'sche II. 1315.
Tuba Eustachii I. 667.
,, Fallopii II. 1315.

U.

Umlaute II. 1176.
Undulationen des Lichtäthers II. 802.
Urachus II. 1402.
Urin s. Harn.
Urnieren II. 1314.
Urplättchen der Wirbel II. 1383.
Urzeugung II. 1188.
Uterindrüsen II. 1244, 1253.
Uterus II. 1243, 1315.
Uterus masculinus II. 1315.

V.

Vagus II. 986.
Vas deferens II. 1288, 1315.
Vasa aberrantia Halleri II. 1315.
,, ,, der Leber I. 101.
,, efferentia testis II. 1289.
Vena terminalis II. 1394.
Venae omphalomesentericae II. 1394.
Venen I. 41.
Veränderung II. 1252.
Verdauung im Allgemeinen I. 140, II. 998.
,, der Eiweisskörper I. 200, 207.
,, der Fette I. 217, 219.
,, des Stärkmehls I. 194, 219, 221.
,, ,, Zuckers I. 225.
Verdauungswerkzeuge I. 143.
Verdichtung der Muskeln I. 544.
Vereinigungslinien der Strahlen II. 782.
Verkürzung der Muskeln I. 541.
Versuch, Scheiner'scher II. 749.
Vesicula prostatica II. 1315.
Vestibulum I. 644, 679.
Vierhügel II. 790, 974, 1010.
Visceralbogen II. 1399.
Visceralfortsätze II. 1399.
Visceralhöhle II. 1387.
Visceralplatten II. 1383.
Visceralspalten II. 1409.
Visirebene II. 869.
Vitellin II. 1238.
Vocale II. 1172.
Vogelei II. 1217.
Vorderhörner der grauen Substanz II. 904.
Vorderstränge des Marks II. 894.
Vorhof I. 644, 679.
Vox clandestina II. 1171.

W.

Wachsthum I. 406.
Wärme, thierische I. 324, 1048.
Wärmestrahlen II. 802.
Wandungsstrom II. 49.
Wassergehalt der Exspirationsluft I. 303.
Weber'sches Organ s. Uterus masculinus.
Weitsichtigkeit II. 755.
Wettstreit der Sehfelder II. 875.
Wharton'sche Sulze II. 1409.
Wimperbewegung s. Flimmerbewegung.
Windrohr der Zungenwerke II. 1144.
Windstärke, Einfluss auf Tonhöhe II. 1141, 1157.
Wirbelarterien II. 1394.
Wirbelplättchen II. 1383.
Wirbelsäule II. 1079.
Wolff'scher Körper II. 1314.
Wollust I. 619, II. 1331.
Wurmförmiger Anhang I. 224.
Wurzeln der Spinalnerven II. 894, 917.

Z.

Zapfen der Retina II. 702, 794.
Zähne I. 146.
Zähne der Schnecke I. 646.
Zerstreuungskreise II. 747.
Zeugungsarten II. 1187.
Zeugungseinrichtungen, männliche II. 1306.
,, weibliche II. 1242.
Zickzackbiegungen der Muskeln I. 541.
Zona denticulata I. 646.
,, pectinata I. 646.
,, pellucida II. 1213, 1376.
Zonula Zinnii II. 716.
Zotten des Chorion II. 1379, 1408, 1414.
,, ,, Dünndarms I. 153.
Zucker I. 31, 225, 243, 1023, 1241.
Zuckung, secundäre vom Muskel aus I. 549.
Zuckung, secundäre vom Nerven aus I. 454, 470.
Zuckung, paradoxe I. 471.
,, unipolare I. 471.
,, zeitlicher Verlauf I. 552.
Zuckungsgesetz I. 469.
Zunge I. 146, 603, 620.
Zungenlaute II. 1178.
Zungenpfeifen II. 1149.
Zungenschlundkopfnerv II. 982, 984.
Zungenwerke II. 1138.
Zwangsbewegungen II. 1008.
Zwitter II. 1210.

LEIPZIG, DRUCK VON GIESECKE & DEVRIENT.

Bayerische StaatsBibliothek
Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Funke, Otto

Lehrbuch der Physiologie für akademische Vorlesungen und zum Selbststudium

Bd.: 2

Leipzig (1857)

Anat. 460 x-2
urn:nbn:de:bvb:12-bsb10369711-2